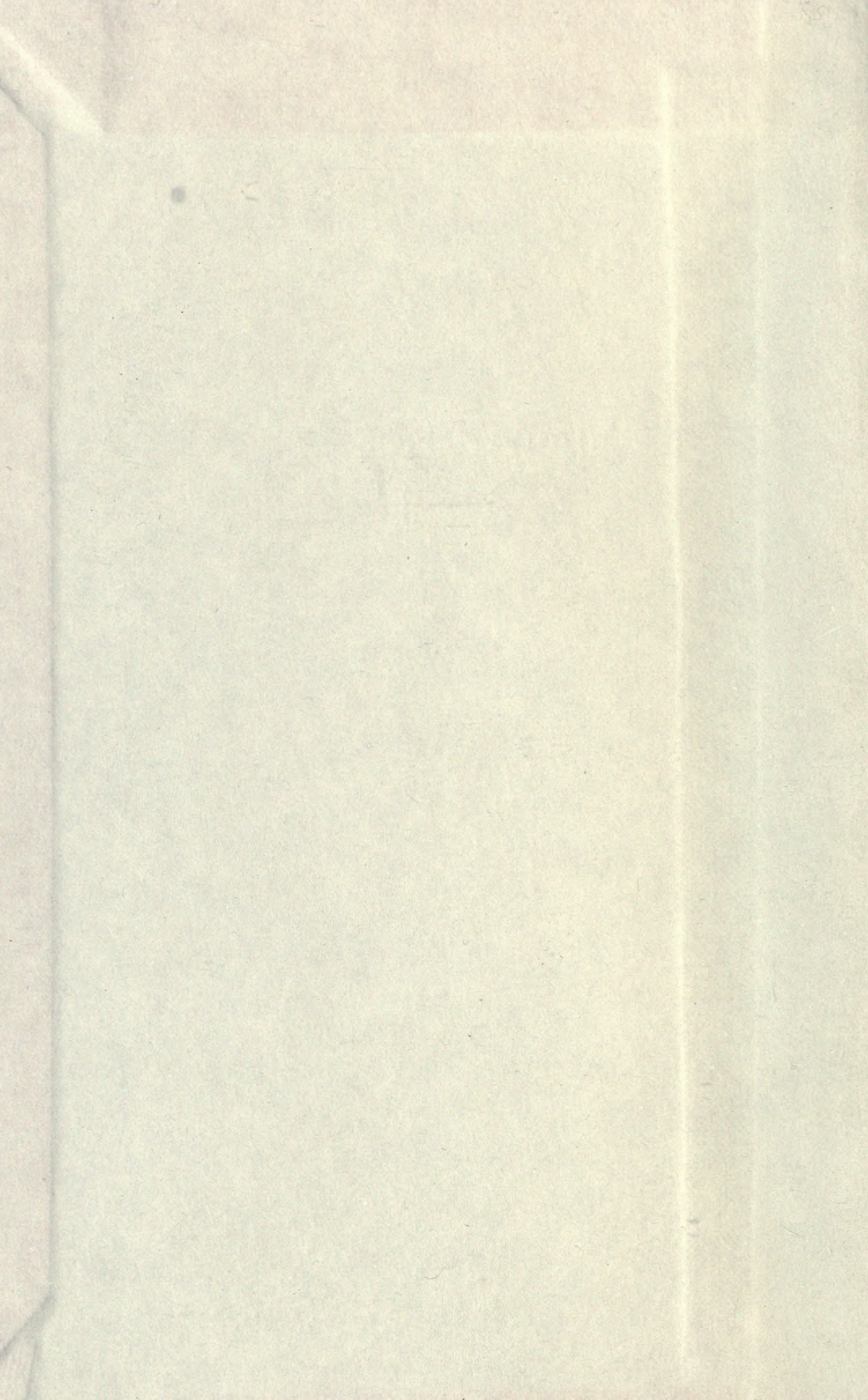
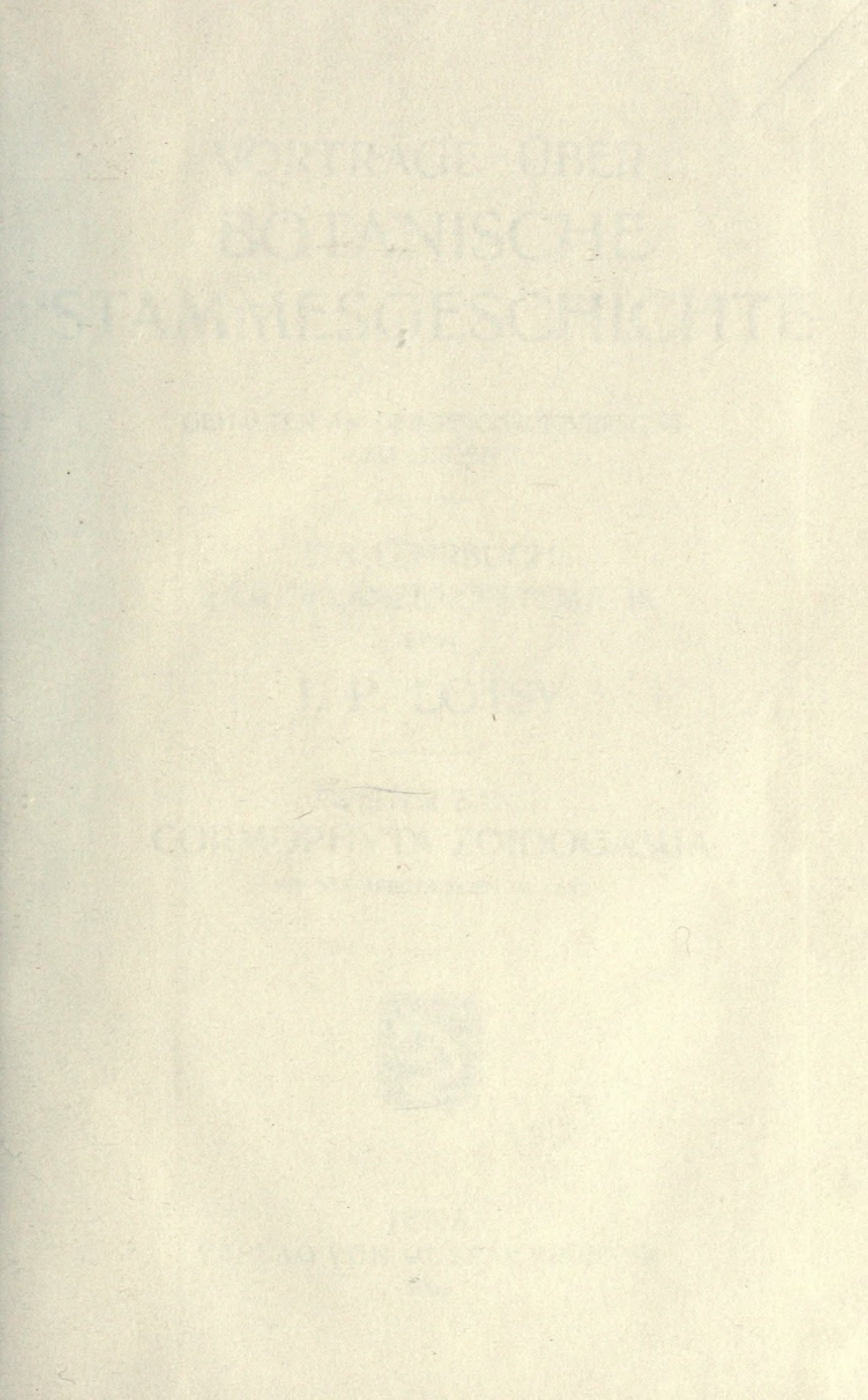
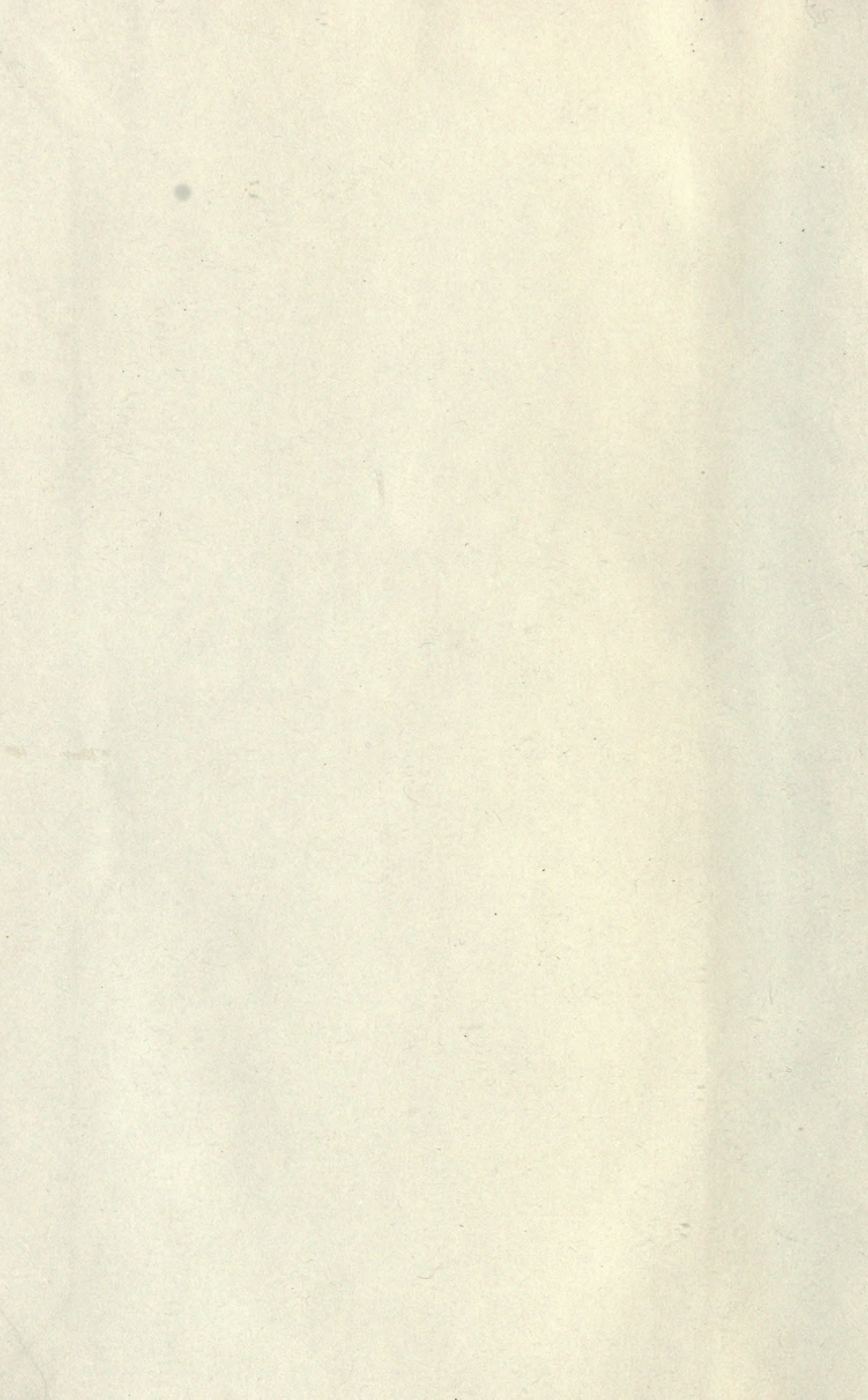

UNIVERSITY OF TORONTO
3 1761 00848782 9







VORTRÄGE ÜBER BOTANISCHE STAMMESGESCHICHTE

GEHALTEN AN DER REICHSUNIVERSITÄT ZU LEIDEN

EIN LEHRBUCH DER PFLANZENSYSTEMATIK

VON

J. P. LOTSY

ZWEITER BAND:

CORMOPHYTA ZOIDOGAMIA

MIT 553 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1909

Erste Vorlesung.

Einleitende Bemerkung über die Archegoniatae.

Ein Blick auf den Stammbaum auf S. 6 des ersten Bandes dieses Werkes lehrt uns, daß wir noch eine Gruppe von Organismen zu besprechen haben, welche ihren Ursprung in der Gruppe der *Isokonten* hat, nämlich die große Gruppe der *Archegoniaten.* An diese wird dann später die Gruppe der *Spermaphyten*, dieses Wort im Stammbaum als gleichbedeutend mit *Angiospermen* verwendet, angeschlossen werden. Es ist aber wohl besser, künftighin wieder den Ausdruck *Angiospermen* zu gebrauchen, da die Bezeichnung *Spermaphyten* weniger richtig sein dürfte, weil es auch unter den *Archegoniaten* schon Samenpflanzen gibt. Die Gruppe der *Archegoniaten* ist, wie der Name andeutet, durch den Besitz von weiblichen Geschlechtsorganen, welche man Archegonien nennt, charakterisiert. Diese Archegonien werden von einigen Forschern als Abkömmlinge von plurilokulären Gametangien betrachtet, indem sie annehmen, daß deren peripher gelegene Zellen steril wurden und so die Archegonienwand bildeten, während die inneren die Isogamie aufgaben und sich oogam weiter bildeten. Diese Frage wird alsbald näher zu erörtern sein.

Die Gruppe der *Archegoniaten* ist aber so groß, daß es fast selbstverständlich erscheint, daß das Archegonium während ihrer Entwickelung mannigfach modifiziert wurde; es gehören nämlich zu den *Archegoniaten* nicht weniger als 12 größere Pflanzengruppen und zwar:

1. die Lebermoose,
2. die Moose,
3. die *Lycopodiaceae*,
4. die *Selaginellaceae*,
5. die *Psilotaceae*,
6. die *Isoetaceae*,
7. die *Equisetaceae*,
8. die leptosporangiaten *Filices*,
9. die eusporangiaten *Filices*,
10. die *Cycadeae*,
11. die *Coniferen*,
12. die *Gnetaceen*.

Und in dieser Aufstellung sind nicht einmal die fossilen Gruppen einbegriffen.

In obiger Fassung ist aber die Gruppe der *Archegoniaten* nicht gut begrenzt, es gibt nämlich unter den *Gnetaceen* Formen, bei denen die Archegoniennatur des weiblichen Geschlechtsapparates unverkennbar ist, andere aber, z. B. *Gnetum*, bei welchem die weiblichen Geschlechtszellen so sehr modifiziert worden sind, daß man sie nicht mehr als Archegonien betrachten kann, ja wo die Reduktion sogar weiter als bei den *Angiospermen* fortgeschritten ist. Das Kriterium des Archegoniums ist also als Einteilungsprinzip nicht ohne weiteres verwendbar. Hingegen haben wir in den männlichen Geschlechtszellen ein Mittel, um die höheren Pflanzen in zwei scharf geschiedene Gruppen zu trennen, nämlich in eine, bei welcher die Befruchtung durch bewegliche Samenzellen geschieht, und in eine, bei welcher dies nicht der Fall ist, bei der nämlich die männlichen Samenzellen unbeweglich geworden sind. Erstere möchte ich als *Zoidogamia*, letztere als *Siphonogamia* bezeichnen. Der Name *Zoidogamia* ist wohl ohne weiteres verständlich, der Ausdruck *Siphonogamia* rührt daher, daß, der Unbeweglichkeit der männlichen Geschlechtszellen wegen, letztere der Eizelle mittels eines Schlauches, des Pollenschlauches, zugeführt werden. Zwar gibt es auch *Zoidogamia* mit einem Pollenschlauche, z. B. die *Cycadeen*; aber bei diesen ist der Pollenschlauch nicht, wie bei den *Siphonogamia*, Kopulationsorgan, sondern ein zur Ernährung der männlichen x-Generation dienendes Haustorium, in welches die männlichen Geschlechtszellen nie eintreten. Die Gruppe der *Zoidogamia*, von welchen allein in diesem Bande die Rede sein wird, gestaltet sich nun folgendermaßen; indem von der Gruppe der *Coniferen* in weitestem Sinne nur die *Ginkgoaceae* zoidogam sind:

1. Lebermoose,
2. Moose,
3. *Lycopodiaceae*,
4. *Selaginellaceae*,
5. *Psilotaceae*,
6. *Isoetaceae*,
7. *Equisetaceae*,
8. leptosporangiate *Filices*,
9. eusporangiate *Filices*,
10. *Cycadeae*,
11. *Ginkgoaceae*.

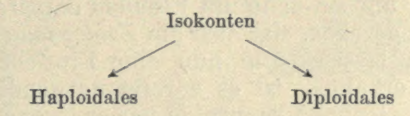
Diese *Zoidogamia* lassen sich nun zunächst in zwei Gruppen einteilen, nämlich in *Haploidales* und *Diploidales*. Bei ersteren dominiert die x-Generation, bei letzteren die 2x-Generation; denn wenn auch bei beiden Gruppen ein ausgesprochener Generationswechsel existiert, so ist doch bei der ersten die x-Generation, bei der zweiten die 2x-Generation der auffallendste Teil dieses Zyklus. — Zu den *Haploidalen* gehören nur die Lebermoose und Moose, zu den *Diploidalen* alle übrigen *Zoidogamia*, und da die Moospflanze eine x-Generation, die Farn-, die *Cycas*- und die *Ginkgo*-Pflanze eine 2x-Generation ist, so darf diese Einteilung wohl eine typische genannt werden.

Trotzdem die Ahnen der *Zoidogamia* und der *Archegoniaten* überhaupt uns gänzlich unbekannt sind, darf doch wohl angenommen werden, daß sie in den *Isokonten* wurzeln, und so ist denn zunächst die Frage zu erörtern, ob *Haploidales* und *Diploidales* unabhängig aus den *Isokonten* hervorgingen oder ob vielleicht die *Diploidales* aus den *Haploidales* entstanden sind. Letztere Auffassung liegt gewissermaßen am nächsten,

haben wir doch bei den Algen und Pilzen gesehen, wie die x-Generation dominiert und sich die 2x-Generation erst allmählich entwickelt, um schließlich nur bei einer Pilzgruppe, bei den *Basidiomyceten*, das Uebergewicht zu gewinnen. So ist also zu erwarten, daß die *Haploidales* sich ganz allmählich zu *Diploidales* entwickelt haben. Andererseits aber dürfen wir nicht vergessen, daß x- und 2 x-Generation entweder voneinander unabhängig sein können oder daß die eine auf der anderen schmarotzen kann.

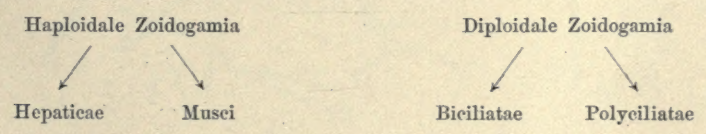
Ursprünglich ist wohl sicher der erstere Modus, wie wir dies bei den *Dictyotaceen* z. B. gesehen haben, sekundär der letztere. Nun ist aber bei den *Haploidalen* die 2x-Generation parasitisch auf der x-Generation, so daß es sehr wohl möglich wäre, daß in den *Haploidalen* eine Gruppe vorliegt, bei welcher früher die 2x-Generation viel höher entwickelt war als jetzt. Es ist mit anderen Worten a priori nicht einmal die Möglichkeit ausgeschlossen, daß die *Haploidales* aus gewissen *Diploidales* hervorgegangen sind. Paläontologisch gesprochen, ließe sich sogar mehr für letztere als für erstere Auffassung sagen, denn wir kennen z. B. aus der Kohlenperiode viele *Diploidales*, während angebliche Reste von *Haploidales* aus dieser Periode höchst zweifelhaft sind. Man darf dabei aber wieder nicht vergessen, daß die aus der Kohlenperiode bekannt gewordenen Reste einer sehr speziellen Flora, einem Sumpfwalde, angehört haben, und daß auch in der Jetztzeit in einer solchen Flora die Moose selten sind, so daß aus ihrem anscheinenden Fehlen noch nicht auf wirkliche Abwesenheit geschlossen werden darf. Wenn man aber versucht, die *Haploidales* von *Diploidales* abzuleiten, begegnet man sofort der Schwierigkeit, daß man dann annehmen muß, es habe sich die bei den *Diploidales* reduzierte x-Generation bei den *Haploidales* wieder bedeutend entwickelt.

Alles in allem glaube ich denn auch, daß wir keinen Grund haben, *Haploidales* und *Diploidales* voneinander abzuleiten. Es kommt mir viel wahrscheinlicher vor, daß sie unabhängig aus den *Isokonten* entstanden sind:



Die Gruppe der haploidalen *Zoidogamia* wird nun sehr einfach in Lebermoose und Moose eingeteilt, die der *Diploidales* läßt sich, je nachdem die Spermatozoen zwei oder mehrere Cilien haben, in biciliate und polyciliate einteilen.

Wir erhalten also:



Die weitere Einteilung der *Diploidales* wird dadurch sehr erschwert, daß viele recente Familien nur ärmliche Reste von ehemals viel größeren Gruppen sind. Ich brauche nur an die recenten *Equiseten* und die *Calamiten* der Kohlenperiode, an die recenten *Lycopodien* und die *Lepidodendren* und *Sigillarien* des Carbons zu erinnern.

Nicht weniger Schwierigkeit verursacht der Umstand, daß zu sehr verschiedenen Zeiten und bei sehr verschiedenen Gruppen die gleichen

Neubildungen aufgetreten sind. So sind z. B. Samen sowohl bei den biciliaten *Lycopodineae*, wie bei den polyciliaten *Cycadofilices* entstanden, und überdies noch in jeder dieser Gruppen zu wiederholten Malen, so daß man aus dem Vorhandensein von Samen bei verschiedenen Gruppen nicht auf eine nähere Verwandtschaft dieser Gruppen schließen darf.

So sind Blätter (vergl. GÖBEL in Flora, 1906, S. 202) bei verschiedenen Gruppen von Lebermoosen entstanden; auch Wassersäcke, sowie die Eigenschaft der Sporenkeimung innerhalb des Sporogons haben sich bei dieser Gruppe wiederholt gebildet. Solche Parallelbildungen, d. h. die Bildung ähnlicher Organe in Entwickelungsreihen, welche nur sehr entfernt verwandt sind, bewirken, wie GÖBEL mit Recht bemerkt, daß manche kühne Spekulation aus dem Gebiete der Wissenschaft in das der Poesie eintritt.

Das gilt aber schließlich von jeder Hypothese, und meines Erachtens sind Hypothesen nur dann gefährlich, wenn man vergißt, mit Hypothesen zu tun zu haben, und die aus ihnen gezogenen Schlüsse als Tatsachen darstellt. Hütet man sich aber vor diesem Fehler, dann darf man sich, wie ich meine, der Meinung COULTERS anschließen, der in seinem Artikel „The Origin of Gymnosperms and the Seed Habit“ sagt:

„Das schwierigste sowohl wie das anziehendste Problem bei irgend einer Gruppe ist ihre Phylogenie. Die Daten, auf die wir unsere Meinungen basieren, sind stets ungenügend, aber die Bildung solcher Meinungen führt meistens zu neuen Untersuchungen und ist notwendig zum Fortschritt.“

In diesem Sinne bitte ich die Hypothesen in diesem Buche betrachten zu wollen. Daß ich dabei die Fossilien mit in Betracht ziehe, wird mir wohl kein Einsichtiger verübeln, verdanken wir der Paläontologie der letzten Jahrzehnte doch manche wertvolle Daten und Hypothesen. Bei allen von mir verkündeten Hypothesen bin ich mir sehr wohl bewußt, daß eine Entdeckung der nächsten Tage große Veränderungen in den entworfenen Stammbäumen verursachen kann, ich hoffe aber genügend unbefangen zu sein, um sie dann mit Freuden entsprechend umzuändern.

Wir haben nun gesehen, daß sich die *Zoidogamia* in *Haploidales* und *Diploidales* einteilen lassen. Um nun eine Einsicht in die Phylogenie der *Zoidogamia* zu erhalten, ist es vorerst notwendig, einen Repräsentanten dieser beiden Gruppen kennen zu lernen, wozu ich aus der Gruppe der *Haploidales* ein Moos, aus der der *Diploidales* einen Farn wähle.

Zweite Vorlesung.

Beschreibung der Lebensgeschichte eines Mooses.

Als Beispiel wähle ich *Funaria hygrometrica*, eines der häufigsten europäischen Moose, das sich in der Umgebung Leidens, zumal in den inneren Dünen, vorfindet.

Gehen wir dabei von der Spore aus, welche wir dazu z. B. auf einem Stück feuchten Torfes, auf dem sie sehr leicht keimen, aussäen.

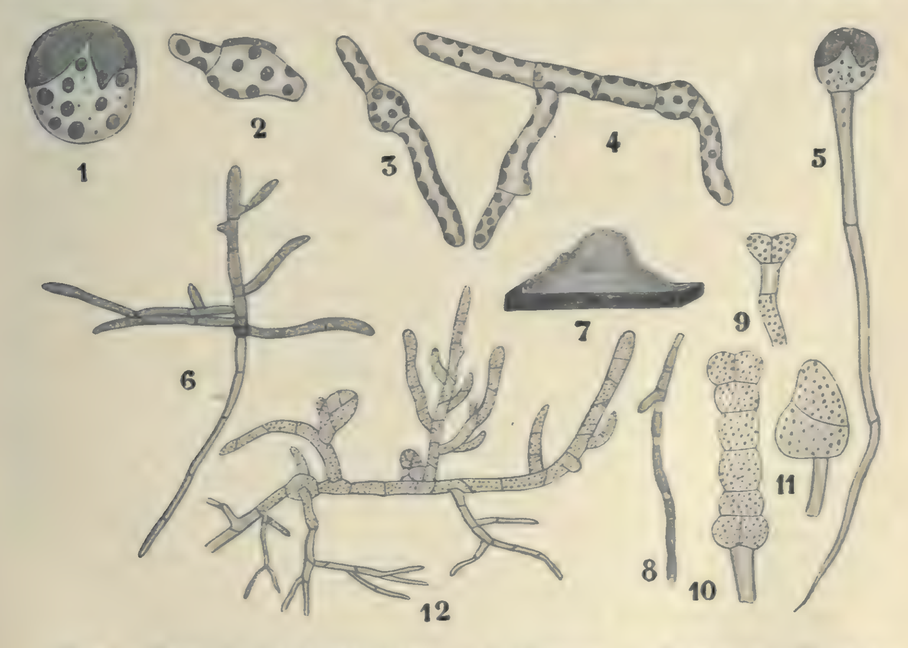


Fig. 1. Funaria hygrometrica. 1—4 Keimung der Spore, nach WARMING. 5 Abnorm langes Rhizoid, bei Stickstoffmangel entstanden, nach SCHÖNE. 6 Im Finstern erzogenes Protonema, nach GÖBEL. 7 Protonemapolster eines Mooses, etwa 4mal verkleinert, einem Stück Holz aufsitzend, nach GÖBEL; außerordentlich massige Entwickelung infolge von Bedingungen, welche Protonemabildung begünstigten, die Entstehung von Moosknospen aber verhinderten. 8—11 Protonemafäden, welche in farblose Tragzellen und chlorophyllhaltige Brutzellen, welch letztere zu Zellkörpern werden können, zerfallen, nach GÖBEL. 12 Ein Protonema mit zwei jungen Moosknospen, nach MÜLLER-THURGAU.

Die Spore besteht aus einer Energide mit grünen Chromatophoren, welche von zwei Wänden geschützt wird, von denen die innere, das Endosporium, dünn, hell und farblos, die äußere, das Exospor, dicker und braun gefärbt ist. Als Reservematerial ist Stärke vorhanden. Die Spore fängt alsbald an, Wasser aufzunehmen, wodurch sie anschwillt und das Exospor zersprengt. Das Endospor ragt nun alsbald aus dem Riß hervor und wächst zu einem grünen verzweigten Zellfaden aus, oder aber es entsteht zunächst ein Rhizoid, d. h. ein farbloser Zellfaden, letzteres zumal bei Stickstoffmangel (SCHÖNE 1906). Das so gebildete algenähnliche Pflänzchen trägt den Namen Protonema. Kultiviert man solche jungen Pflänzchen im Finstern, unter genügender Ernährung mittels Zuckers, so wachsen sie gerade in die Höhe und verzweigen sich ziemlich regelmäßig zweizeilig (Fig. 1, 6), sind also orthotrop; erzieht man sie hingegen im Lichte, so kriechen sie über den Boden hin und senden grüne Zweige, sogenanntes Chloronema, aufwärts und farblose Zweige, Rhizoide, in den Boden, sind also dorsiventral.

Wachstum findet sowohl an den Haupt- wie an den Nebenzweigen mittels Teilung der Scheitelzelle statt. Die Rhizoide sind bloß farblose Protonemazweige. Damit ist die vegetative Entwickelung der x-Generation beendet. Sind die Bedingungen für vegetatives Wachstum besonders günstig, so können sogenannte Protonemapolster entstehen (Fig. 1, 7).

Zumal in den Rhizoidzellen, aber auch wohl in den Zellen des Chloronemas stehen die Querwände auffallend schief, ein im Pflanzenreiche seltener Fall, indem Querwände in zylindrischen Organen fast ausnahmslos senkrecht auf der Längsachse stehen. Der Nutzen dieses Umstandes ist klar, indem dadurch die Fläche, welche zwei benachbarte Zellen trennt, vergrößert und dadurch ein Transport von Nahrungsstoffen erleichtert wird. Wie diese nützliche Anpassung aber zustande gekommen ist, ist unklar, denn eben die Bildung dieser großen Fläche ist eine Ausnahme von dem Gesetze, welches besagt, daß eine neugebildete Wand sich in solcher Weise in der Zelle einstellt, daß sie die kleinstmögliche Fläche einnimmt, indem sie sich derartig an die periphere Wand anheftet, als wäre sie eine Flüssigkeitslamelle ohne Gewicht.

ERRERA und DE WILDEMAN haben den Nachweis zu liefern versucht, daß hier keine Ausnahme von dem betreffenden Gesetz vorliegt, daß vielmehr die schiefe Lage dieser Wände durch sekundäre Verschiebung entsteht. Von der Richtigkeit dieser Anschauung konnte sich GÖBEL nicht überzeugen, so daß die Frage noch offensteht, denn SCHÖNES (1906) Argumente, welche den Nutzen dieser Erscheinung hervorheben, erklären, wenn sie auch anscheinend diesen Autor befriedigen, die Entstehung dieser nützlichen Stellung keineswegs.

Das Protonema, der vegetative Teil der x-Generation von *Funaria*, kann sich bei dieser Pflanze auch vegetativ vermehren und zwar in einfachster Weise durch Zerfall der Protonemafäden. Sobald nämlich die Lebensbedingungen ungünstig werden, schneiden die Zellen des Protonemas kleine farblose Zellen, sogenannte Tragzellen, ab, deren Wand an einer Stelle verschleimt und sich von der benachbarten ablöst. Jedes der so entstandenen grünen Fadenstückchen heißt Brutzelle und kann zu einem neuen Protonema auswachsen. Unter anderen Bedingungen aber entstehen sogenannte Brutknospen, indem nach Bildung der farblosen Zellen in den Brutzellen Teilungen auftreten, wodurch diese zu Zellkörpern werden. Diese Brutknospen lösen sich in derselben Weise wie die Brutzellen ab und keimen ebenfalls zu neuem Protonema aus.

Das ist wohl alles, was von dem vegetativen Teil der x-Generation zu sagen wäre. Schreitet die x-Generation zur Bildung der Geschlechtsorgane, so bildet sie bestimmte Gametophoren, welche diese Geschlechtsorgane tragen. Diese Gametophoren werden im täglichen Leben „Moospflanzen" genannt. Das ganze Moospflänzchen bildet also nur einen Teil der x-Generation.

Wie entsteht nun ein Moospflänzchen? Aus der Ausstülpung einer Protonemazelle, die anfangs von einer Hervorwölbung, welche zu einem gewöhnlichen Protonemazweige werden wird, nicht zu unterscheiden ist. Alsbald aber entsteht in dieser Ausstülpung eine sehr schiefe Wand, wodurch eine obere von einer unteren Zelle getrennt wird. In der oberen Zelle bildet sich nun eine Wand senkrecht zur ersten und alsbald noch eine, welche sich diesen beiden in solcher Weise ansetzt, daß die dadurch gebildete Scheitelzelle die Form einer dreiseitigen Pyramide hat, deren Spitze nach innen und deren halbkugelige Basis nach außen gerichtet ist.

Es entsteht also eine dreiseitige Scheitelzelle (Fig. 2, 1, 2), welche weiterhin in regelmäßiger Reihenfolge Segmente bilden wird, aus denen der Stamm und die Blätter des Moospflänzchens hervorgehen. Die untere Zelle der ursprünglichen Ausstülpung der Protonemazelle bildet bald das erste Rhizoid.

Die zuerst abgeschnittenen Segmente bilden noch keine Blätter, und die von den nächstfolgenden Segmenten gebildeten Blätter sind noch nicht vollständig, indem sie z. B. noch keinen Mittelnerven haben; es entstehen also zunächst Bildungen, welche an die Knospenschuppen der Bäume erinnern.

Sehen wir jetzt einmal, wie eine Scheitelzelle, so wie wir sie im Vegetationspunkt eines Mooses finden, das Moospflänzchen aufzubauen vermag.

Es geschieht dies natürlich dadurch, daß die Scheitelzelle sich fortbildet, indem sie stets in drei regelmäßig aufeinander folgenden Richtungen ein Segment abschneidet. Da nun die Scheitelzelle, nachdem sie ein Segment abgeschnitten hat, jedesmal wieder zu ihrer ursprünglichen Größe heranwächst, wird sie selber emporgehoben, das Pflänzchen wächst also in die Länge. Aus den abgeschnittenen Segmenten wird nun das Moospflänzchen aufgebaut und es fragt sich also, wie dies geschieht. Zur Entscheidung dieser Frage ist *Funaria* weniger geeignet, besonders klar gestalten sich aber die Verhältnisse bei der im Wasser lebenden *Fontinalis antipyretica*, welche daraufhin von Leitgeb untersucht wurde. Ein Längsschnitt (Fig. 2, 5), auf dem natürlich nur 2 der 3 von der Scheitelzelle abgeschnittenen Segmentreihen sichtbar sind, zeigt, daß jedes Segment zunächst durch eine perikline Wand in ein äußeres und ein inneres Stück geteilt wird. Aus dem inneren Stück entstehen durch weitere Teilungen die zentralen Gewebspartien des Stämmchens, aus dem äußeren Stücke die peripheren Gewebe und die Blätter. Da ein jedes Segment ein Blatt bildet, wird die Blattstellnng von den konsekutiven Segmenten bestimmt, und da hier die Segmente in drei Geradzeilen stehen, beträgt die Divergenz ein Drittel.

In einiger Entfernung vom Vegetationspunkte geht das Gewebe in Dauergewebe über, und es bildet sich bei *Funaria* und vielen anderen Moosen ein axiler Strang dünnwandiger enger Zellen, der sogenannte Zentralstrang, der eine erste Andeutung des Gewebes ist, welches bei den höheren Gewächsen zum Gefäßbündel werden wird.

Aus dem äußeren Teile eines jeden Segments entsteht, wie wir sahen, ein Blatt; die apikale Ausstülpung des Segments wird zur Scheitelzelle des Blattes, welche durch senkrecht zur Blattfläche gerichtete Wände zwei Reihen von Segmenten bildet, und zwar in bestimmter Zahl, so daß das Wachstum des Blattes begrenzt ist. Bei einigen Moosen, z. B. bei *Fontinalis*, besteht das Blatt bloß aus einer einzigen Zellenschicht, in den meisten Fällen aber bildet sich ein sogenannter Mittelnerv aus, d. h. ein aus mehreren Zellschichten bestehender Strang, der von der Basis nach der Spitze verläuft und das Blatt in eine linke und eine rechte Hälfte teilt.

Die meisten Moospflänzchen können sich verzweigen. Die Seitenzweige entstehen stets aus den Segmenten, und zwar unterhalb des von dem betreffenden Segmente gebildeten Blattes. Es wird dabei eine der peripheren Zellen des Segments, indem darin in üblicher Weise drei schiefe Wände auftreten, zur Scheitelzelle des Zweiges. Bei *Fontinalis*

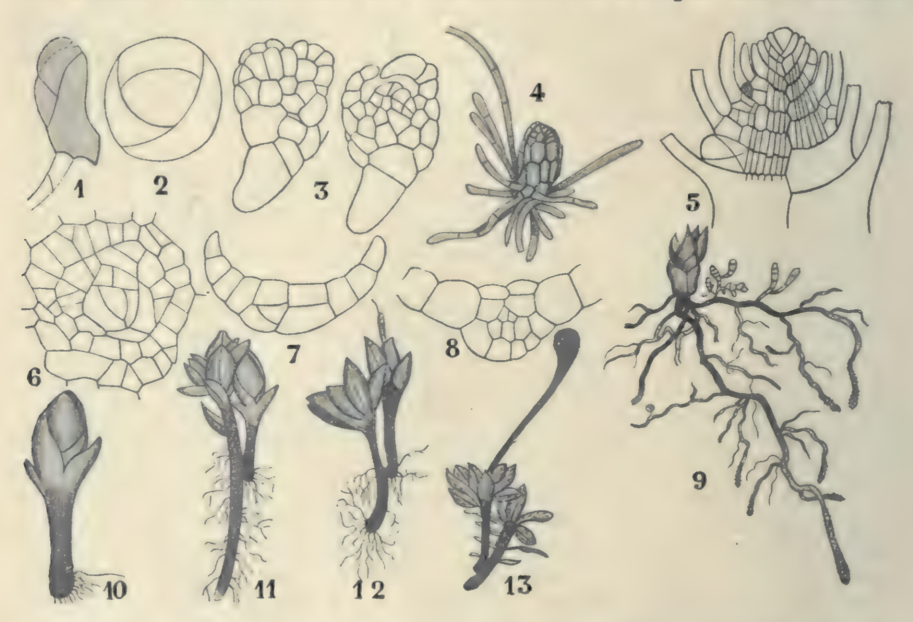


Fig. 2. Funaria hygrometrica. 1 Medianer optischer Längsschnitt einer Protonemaausstülpung, welche sich zur „Moosknospe" entwickelt hat, nach CAMPBELL. 2 Querschnitt durch eine solche Moosknospe. 3 Aeltere Moosknospe, links von außen gesehen, rechts im Längsschnitt, nach CAMPBELL. 4 Junge Pflanze; an der Basis der Sproßachse entspringen Protonemafäden, an dem nach oben gekehrten Blatte ist die zweischneidige Scheitelzelle erkennbar, nach GÖBEL. 5 Längsschnitt durch die Scheitelregion eines Stämmchens von Fontinalis antipyretica, nach LEITGEB. Die Scheitelzelle erzeugt drei Reihen von Segmenten, von denen hier selbstverständlich nur zwei sichtbar sind. Sie sind durch stärkere Umrisse bezeichnet; jedes Segment zerfällt zuerst durch eine Längswand (Blattwand) in eine innere und eine äußere Zelle. Jene erzeugt einen Teil des inneren Stammgewebes, diese einen Teil der Stammrinde und ein Blatt. 6 Querschnitt durch den Vegetationspunkt von Amblystegium riparium, var. fluitans nach CAMPBELL. 7—8 Querschnitte junger Blätter von Funaria hygrometrica nach CAMPBELL. 9 Junges Pflänzchen einer Barbula mit Rhizoiden, welche mit Sandteilchen verwachsen sind. Oben rechts treibt ein oberflächlich hinziehendes Wurzelhaar Chloronema, nach GÖBEL. 10—13 Funaria hygrometrica, nach BOODLE. 10 Beim Herausziehen abgebrochene weibliche Pflanze, so wie man sie meistens erhält. 11, 12, 13 Unversehrte Pflänzchen, an denen die weibliche „Pflanze" deutlich einen Seitenast der männlichen darstellt.

liegt diese Seitenknospe unter der Mediane des Blattes, so daß die junge Knospe auf einem Längsschnitt, der das Blatt median trifft, schön zu sehen ist (Fig. 2, 5 links unten).

Rhizoide entstehen hauptsächlich an der Basis, bei kriechenden Formen an der ventralen Seite des Stämmchens, und zwar aus Oberflächenzellen. Sie treten öfters in solcher Menge auf, daß sie einen rotbraunen Filz bilden. Ebenso wie die Rhizoide des Protonemas besitzen sie sehr schiefe Querwände und können wie Wurzelhaare höherer Gewächse mit Bodenteilchen verwachsen. In dieser Weise ist denn schließlich ein junges Moospflänzchen entstanden, wie dasjenige, das in Fig. 2, 9 abgebildet ist.

Wir haben früher gesehen, daß sich das Protonema mittels Brutknospen ungeschlechtlich vermehren kann. Auch das Moospflänzchen, der Gametophor, ist dazu befähigt, da sowohl Zellen der Rhizoide wie solche von Stamm und Blättern zu Protonema auswachsen können. Es braucht uns dies keineswegs zu wundern, da das Moospflänzchen einen Teil der x-Generation bildet, und hier also nur Rückschlag zum vegetativen Zustand vorliegt. Später werden wir noch vielfach Gelegenheit haben, darauf zurückzukommen, für den Augenblick genügt es zu wissen, daß auch das Moospflänzchen sich vegetativ zu vermehren vermag.

Sobald diese fruktifikativen Zweige, die Moospflänzchen, zur Bildung von Geschlechtsorganen schreiten, sehen wir bei *Funaria* eine Differenzierung in ♂ und ♀ Zweige, in Antheridiophoren und Archegoniophoren eintreten. Es hat diese Differenzierung die Meinung veranlaßt, daß es bei dieser Art ♂ und ♀ Pflänzchen gäbe.

So sagt z. B. CAMPBELL „Funaria is strictly dioeceous“, eine Meinung, welche ebenfalls von v. TIEGHEM, GÖBEL, SACHS, BOWER und GWYNN-VAUGHAN verkündet worden ist. Hingegen beschreiben BRUCH, SCHIMPER, LESQUEREUX, JAMES, SULLIVANT, BROTHERUS u. a. die Art als monöcisch mit männlichen „Blüten“ [1]) an der Spitze der Hauptachse und weiblichen an der Spitze der Seitenachsen.

BOODLE hat nun nachgewiesen, daß letztere Meinung in der Tat richtig ist, daß *Funaria* monöcisch ist und daß der weibliche Ast einen Seitenzweig der männlichen Achse darstellt. Der weibliche Ast kann höher oder niedriger aus der männlichen Achse entspringen, und da seine Basis meistens anschwillt und viele Rhizoide bildet, was ihm beim Herausziehen, wobei er leicht abbricht, das Aeußere einer unabhängigen Pflanze verleiht, so hat man ihn in der Tat als weibliche Pflanze betrachtet und ist so zu der Auffassung gelangt, es sei *Funaria* eine diöcische Art. Vermutlich aber kommt Diöcismus bei *Funaria* gar nicht oder wenigstens nur höchst selten vor.

Die männlichen Zweige sind durch ihre ausgebreiteten Scheitelblätter und rötliche Spitzenfarbe leicht von den weiblichen mit anliegend aufgerichteten Scheitelblättern zu unterscheiden. Sehen wir jetzt zunächst, wie die Geschlechtsorgane gebildet werden, wozu wir mit den Andröcien anfangen wollen.

---

1) Da wir unter dem Namen „Blüte“ bei den höheren Pflanzen eine Ansammlung von Sporophyllen verstehen, ist der Ausdruck hier, wenn auch allgemein verwendet, irreführend. Ich werde denn auch künftighin bei den Moosen etc. in solchen Fällen von Andröcien und Gynöcien reden, Ausdrücke, welche bei den Phanerogamen meiner Ansicht nach irreführend sind, während ich als Kollektivbezeichnung Gametöcien gebrauche.

Die männlichen Zweige.

Machen wir einen Längsschnitt durch das spitzenständige Androecium eines männlichen Zweiges, so sehen wir, daß auf der Stengelspitze Geschlechtsorgane, sogenannte Antheridien, stehen, zwischen welchen sich Zellfäden mit kugelig angeschwollenen Endzellen, die sogenannten Paraphysen, befinden, während rund herum abstehende Hüllblätter sitzen. Das Ganze, das eine entfernte Aehnlichkeit mit einer Blüte hat, wollen wir Androecium nennen.

Die eigentlichen Geschlechtsorgane, die Antheridien, sind in erwachsenem Zustande (Fig. 3, 13) gestielte Säcke, deren Wand aus einer



Fig. 3. Funaria hygrometrica nach CAMPBELL, GÖBEL und SACHS. 1 Beim Herausziehen aus dem Rasen abgebrochener männlicher Zweig. 2—3 Ebensolche weibliche Zweige, welche schon die 2x-Generation entwickelt haben. 4 Längsschnitt durch ein kleines Androecium, die Antheridien, Paraphysen und Hüllblätter zeigend. 5—13 Entwickelung der Antheridien.

einzigen Zellenschicht besteht. Diese Wandzellen enthalten Chloroplasten, welche aber in den reifen Antheridien hell orangerot werden. Im Innern dieses Sackes finden wir ein massives kleinzelliges Gewebe, dessen Zellen je ein Spermatozoon enthalten, welches an seiner Spitze zwei lange Cilien trägt (Fig. 3, 14).

Wenn man ein reifes Antheridium in Wasser legt oder wenn in der Natur Wassertropfen darauffallen, so wird das zentrale Gewebe, dessen Wände inzwischen verschleimt sind, ausgestoßen (Fig. 3, 13), wobei jedes Spermatozoon zunächst noch in seiner Zelle verbleibt.

Wie geschieht nun dieses Ausstoßen der Spermazellen? Früher meinte man, daß dies nur eine Folge der Verschleimung der Wände der Spermazellen und der damit gepaarten Volumvergrößerung wäre. GÖBEL

zeigte aber, daß die Antheridienwand dabei aktiv beteiligt ist, und zwar mittels einiger an der Spitze des Antheridiums gelegener Zellen, welche deswegen von GÖBEL als Oeffnungskappe bezeichnet werden. Bei *Funaria* besteht diese Oeffnungskappe aus 1 oder 2 hyalinen Zellen. Das ganze Antheridium ist von einer Cuticula umgeben; die Zellen der Oeffnungskappe enthalten viel Schleim, der infolge von Wasseraufnahme stark quillt, wodurch ihre Cuticula gespannt wird. Alsbald zerspringen nun die Zellen der Oeffnungskappe, ihr Schleim tritt dabei zunächst in das Innere des Antheridiums ein, und wird dann später, nachdem die Cuticula infolge der anhaltenden Quellung zersprengt worden ist, mit den Spermazellen, welche langsam wurstförmig heraustreten, ausgestoßen. In allen Fällen bleibt also die Antheridienwand mit Ausnahme der Oeffnungskappe intakt.

Im Innern der ausgestoßenen Spermazellen sieht man, wie sich die Spermatozoen schon bewegen; sie werden nun alsbald infolge der Verschleimung der Wand der Spermazellen frei und schwimmen davon. Es sind langgestreckte, biciliate, spiralig gewundene Energiden.

Ein Antheridium kann nun sowohl aus der Scheitelzelle des männlichen Astes, wie aus einem noch ungeteilten Segmente, wie aus einer beliebigen Oberflächenzelle der verbreiterten Stammspitze entstehen. Mit Ausnahme von *Polytrichum* entsteht das erste Antheridium bei Moosen aus der Scheitelzelle. Wie nun das Antheridium entstehen mag, aus der Scheitelzelle oder aus einer anderen Zelle, in allen Fällen geschieht die Weiterentwickelung in gleicher Weise, indem die betreffende Zelle sich vorstülpt und mittels einer Querwand abgeschnitten wird. Diese Zelle wird entweder direkt zur Mutterzelle des Antheridiums oder es entstehen zunächst noch einige Querwände (Fig. 3, 5), wodurch ein kurzes Stielchen gebildet wird. Meistens geschieht das letztere. In der Endzelle dieses Zellenfadens entsteht nun eine zweischneidige Scheitelzelle (Fig. 3, 6), welche zwei Reihen von wenigen Segmenten abschneidet. So entstehen also zwei Reihen (Fig. 3, 7) von nebeneinander gelegenen, schematisch halbscheibenförmigen Zellen. Noch bevor die Bildung dieser Segmentzellen aufgehört hat, findet, in den unteren Segmenten anfangend, eine Differenzierung statt, wodurch zentral gelegene Zellen von peripher gelegenen abgeschnitten werden (Fig. 3, 6, 8, 9, 10). Die peripheren Zellen werden durch weitere radial verlaufende Wände geteilt und bilden die Wand des Antheridiums (Fig. 3, 9), die inneren werden die zentralen Zellen, welche sich zur Bildung der Spermazellen aufteilen (Fig. 3, 11, 12). Schließlich entsteht auch in der Scheitelzelle eine der Oberfläche parallel gerichtete Wand. Die dadurch gebildete, peripher gelegene Zelle bildet einen Teil der Antheridiumwand, die innere einen Teil des spermatogenen Gewebes. Da die Grenzen der Segmente ziemlich lange sichtbar bleiben, kann man die Entstehung des Antheridiums durch Teilung einer Scheitelzelle noch ziemlich lange erkennen (Fig. 3, 12).

Wie steht es nun mit den

Gynöcien?

Ein solches enthält selbstverständlich die weiblichen Geschlechtsorgane, die Archegonien und daneben Paraphysen, welche sich aber von denen in den Andröcien sofort durch ihre nicht angeschwollenen Endzellen unterscheiden.

Die Archegonien entstehen aus denselben Zellenarten wie die Antheridien. Das erste Archegonium kann aus der Scheitelzelle entstehen, geht aber meistens aus einem der von dieser gebildeten Segmente hervor.

Das erwachsene Archegonium besteht aus einem massiven Stielchen, dem ein eiförmig angeschwollener Teil, der sogenannte Archegoniumbauch, aufsitzt; diese Anschwellung setzt sich nach oben in einem langen, vielfach tordierten Halsteil fort. Zur Zeit der Befruchtung ist die Bauchwand meistens schon zwei Zellschichten dick, die Halswand hingegen besteht immer nur aus einer Zellschicht. Bauch und Hals umschließen eine axile Zellenreihe, deren unterste Zelle die Eizelle ist. Die übrigen Zellen verschleimen vor der Befruchtung, und dieser Schleim preßt die 4 Deckelzellen, welche den Hals schließen, auseinander, wodurch der Halskanal geöffnet und den Spermatozoen freier Zutritt zu der Eizelle gewährt wird.

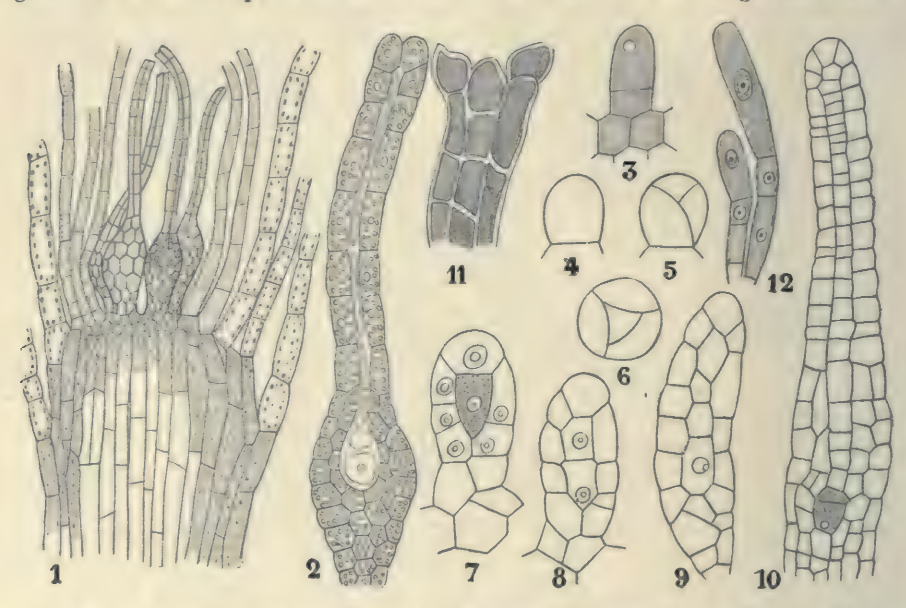


Fig. 4. Funaria hygrometrica nach GÖBEL, CAMPBELL und SACHS. 1 Längsschnitt durch ein Gynoecium mit Archegonien und Hüllblättern. 2 Archegonium mit Eizelle, Bauchkanalzelle und vielen Halskanalzellen. 3—11 Entwickelung der Archegonien. 11 Geöffneter Archegoniumhals. 12 Paraphysen.

Wie entsteht nun ein solches Archegonium? Die jungen Archegonien entstehen als eine farblose Hervorwölbung einer Oberflächenzelle, welche sich alsbald mittels einer Wand abtrennt (Fig. 4, 4) und nun zur Bildung einer zweiten schreitet, wodurch eine Endzelle und eine Stielzelle gebildet wird (Fig. 4, 3). Aus der Endzelle entsteht das eigentliche Archegonium, indem darin in der üblichen Weise mittels drei sich kreuzender Wände eine tetraedische Scheitelzelle gebildet wird (Fig. 4, 5, 6). Diese Scheitelzelle teilt sich nun durch eine der Oberfläche parallel verlaufende Wand in eine Deckelzelle und eine primäre Zentralzelle (Fig. 4, 7). Die primäre Zentralzelle teilt sich darauf in eine obere Zelle, die Mutterzelle der Halskanalzellen (Fig. 4, 8, 9), während sich die untere mittels einer Querwand in Eizelle und Bauchkanalzelle teilt (Fig. 4, 10). Die Mutterzelle der Halskanalzellen teilt sich nun

weiter mittels einer oder mehrerer Querwände und darauf zerfällt auch die Deckelzelle durch Wände, welche abwechselnd ihren Außenwänden parallel verlaufen. So entstehen 3 Reihen von Wandzellen; überdies schneidet die Deckelzelle noch mittels quer zu ihrer Längsachse verlaufender Wände eine größere oder kleinere Zahl von Halskanalzellen ab.

Die Deckelzelle bildet also die Halszellen des Archegoniums und einen Teil der Halskanalzellen, während die übrigen Halskanalzellen von der oberen Hälfte der primären Zentralzelle gebildet werden. Die von der Deckelzelle gebildeten primären Halszellen teilen sich nun noch mittels radialer Wände, wodurch 6 Reihen von Halszellen entstehen, welche sich nun noch weiter mittels Querwänden teilen. In den Halskanalzellen treten hingegen weder radiale noch Querwände auf; nachdem eine Halskanalzelle einmal entstanden ist, teilt sie sich nicht weiter.

Nachdem die Bauchwand, wie wir schon sahen, zweischichtig geworden ist, verschleimt der ganze Inhalt des Archegoniums mit Ausnahme des Eies, welches nun mit einem Spermatozoon kopuliert und zur Zygote wird, die die 2x-Generation entstehen läßt.

Die x-Generation eines Mooses besteht also in vegetativem Zustande aus einem verzweigten algenähnlichen Faden, der als Anpassung an das Landleben einzelne seiner Zweige zu Rhizoiden umgebildet hat; dieses Protonema bildet Gametophoren, die Moospflänzchen, welche in Andröcien und Gynöcien oder, im Falle beiderlei Geschlechtsorgane nebeneinander vorkommen, in hermaphroditen Gametöcien die Geschlechtsorgane bilden, welche man hier Antheridien und Archegonien nennt.

Das Protonema eines Mooses ist also der vegetative Teil der x-Generation; das Moospflänzchen ist bloß ein Gametophor!

Betrachten wir jetzt einmal die

2x-Generation eines Mooses.

In der Zygote tritt zunächst eine Querwand auf (Fig. 5, 1). In jeder der so getrennten Hälften entsteht nun ein Vegetationspunkt, indem eine Scheitelzelle gebildet wird (Fig. 5, 2, 3), welche aber in der oberen viel regelmäßiger Segmente abschneidet als in der unteren Hälfte (Fig. 5, 4, 5).

Aus der unteren Hälfte entsteht der Fuß der 2x-Generation, welcher durch die untere Wand des Archegoniumbauches hindurch wächst und in das Gewebe des Gametophors, des Moospflänzchens, eindringt. Damit fängt die 2x-Generation auf der x-Generation an zu schmarotzen.

Aus der oberen Hälfte der Zygote entsteht der fertile Teil der 2x-Generation, die sogenannte Kapsel, welche bei *Funaria* in einen oberen angeschwollenen, die Sporen enthaltenden Teil, die Theca, und in einen Stiel, die Seta, differenziert ist.

Indem sich dieser obere Teil, die junge Kapsel, verlängert, zerreißt er die Bauchwand des Archegoniums, welche durch radiale Teilungen vorher sehr an Umfang gewonnen hat, und hebt den oberen Teil der also quer durchrissenen Archegoniumwand als sogenannte Calyptra empor. Der untere Teil der Archegoniumwand bleibt, als eine Art Kragen den Stiel der Kapsel umgebend, und wird Vaginula genannt.

Sehen wir jetzt einmal, wie die Differenzierungen in der oberen Hälfte der Zygote verlaufen. In diesem Teile entsteht, wie wir schon

sahen, mittels zweier antikliner Wände eine zweischneidige Scheitelzelle (Fig. 5, 2), welche durch konsekutive Segmentabschneidung zwei Zellenreihen bildet. Jede dieser Zellen hat also die Form eines halben Damenbrettsteins (Fig. 5, 6). In dieser Weise entsteht ein ziemlich langes, zylindrisches Organ, das junge Sporogon.

Auf Querschnitten kann man nun leicht die weitere Differenzierung verfolgen. In jedem Segment erscheint zunächst eine Längswand, wodurch, wenn man zwei Segmente betrachtet, Quadranten entstehen (Fig. 5, 7). In jedem Quadrant bildet sich hierauf eine perikline Wand, wodurch ein zentraler Teil, das sogenannte Endothecium, und ein peripherer Teil, das Amphithecium, voneinander getrennt werden (Fig. 5, 8). Radiäre Wände treten nun im Amphithecium auf, wodurch dieses zunächst in 8 (Fig. 5, 9), später in noch mehr Zellreihen zerfällt.

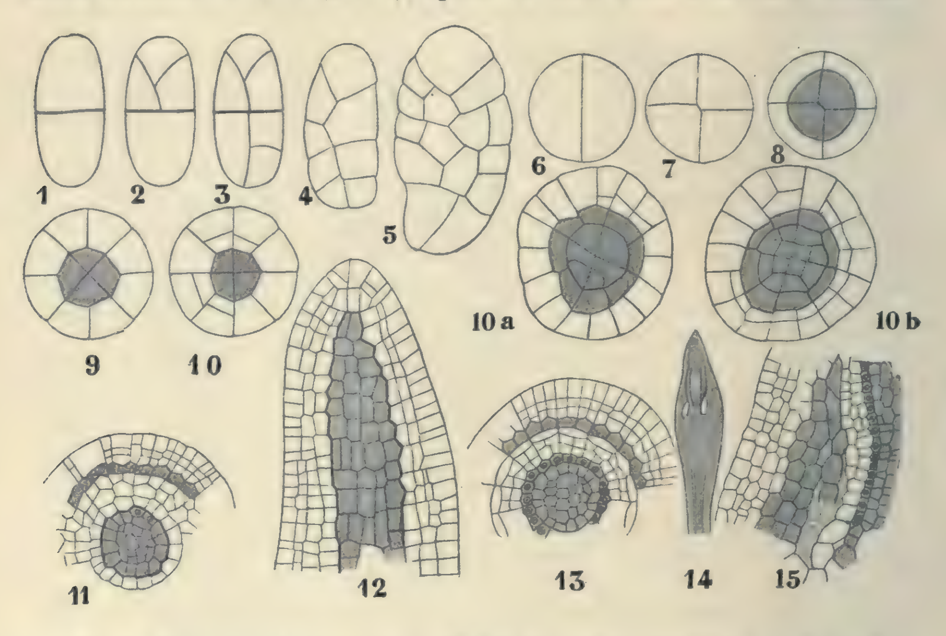


Fig. 5. Funaria hygrometrica. Entwickelung der 2 x-Generation, des sogenannten Sporogons, nach CAMPBELL.

Jetzt erscheinen im Amphithecium auch perikline Wände (Fig. 5, 10), wodurch es zweischichtig wird; die äußere dieser Schichten wird die Kapselwand bilden, die innere die äußere Wand des Sporensackes.

Nachdem diese Teilungen stattgefunden haben, teilt sich das Endothecium so ziemlich wie die ursprünglichen Segmente, wodurch wieder, ebenso wie bei diesen, 4 zentrale und 8 periphere Zellen gebildet werden (Fig. 5, 10 a). In jeder der 4 zentralen Zellen treten gekreuzte Wände auf. Dadurch entsteht eine 16-zellige zentrale Zellengruppe.

In den 8 peripheren Zellen des Endotheciums erscheinen zunächst radiale Wände, wodurch 16 Zellenreihen gebildet werden, und darauf treten perikline Wände auf, wodurch diese periphere Schicht des Endotheciums zweischichtig wird (Fig. 5, 10 b). Von diesen beiden Schichten wird die äußere zum Archesporium, die innere zur inneren Wand des Sporensackes.

Kehren wir jetzt zum Amphithecium zurück. Seine äußere Schicht bildet, wie wir sahen, die Kapselwand, die innere die äußere Wand des Sporensackes.

Wie kommt dies nun zustande? Zunächst teilt sich die äußere Sporensackwand durch perikline Wände in zwei Schichten (Fig. 5, 12), später wird er durch weitere perikline Teilung sogar 3-schichtig (Fig. 5, 12 unten links).

Durch gleiche perikline Teilungen ist die Kapselwand 4-schichtig geworden (Fig. 5, 11, 13, die innere Schicht der Kapselwand schraffiert), und es wachsen nun die Zellen der innersten Schicht zu verzweigten Zellenfäden aus (Fig. 5, 15; Fig. 6, 16, 17). Dies fängt an der Basis an und setzt sich gegen die Spitze hin fort. Die Folge davon ist, daß der Sporensack an der Kapselwand aufgehängt wird, und daß er, da im unteren Teile des Sporogons alle Zellen zu Fäden auswachsen, wie auf Luftwurzeln steht.

Die hier beschriebene Differenzierung findet nun natürlich nicht in der ganzen oberen Zygotenhälfte statt, sondern nur in ihrem fertilen Teil, in der Theca. Zwar kommen in den sterilen Teilen so ziemlich dieselben Teilungen vor, aber unregelmäßiger, auch unterbleibt darin die Archesporiumbildung; der sterile Teil bildet bei *Funaria* die sehr lange Seta.

Das erste Zeichen der Differenzierung des Sporogons in der Kapsel und Seta ist die Bildung einer bauchigen Anschwellung (Fig. 5, 14) in dem bis dahin zylindrischen Organe. Diese Anschwellung wird Apophyse genannt und bildet die Grenze zwischen Theca und Seta.

In diesem Stadium (Fig. 5, 14) finden wir also von unten nach oben 1) die Seta, 2) die Apophyse, 3) die junge Theca, und wir sehen, wie der Apophyse zentral ein becherförmiges Gebilde, der Sporensack, aufsitzt, welcher sich eben von der Kapselwand zu lösen anfängt.

Ein Querschnitt in der Höhe dieses becherförmigen Gebildes zeigt von außen nach innen: 1) die Kapselwand, 2) die äußere Wand des Sporensackes, 3) das Archesporium (Fig. 5, 13, 15), 4) die innere Wand des Sporensackes, 5) den zentralen Rest des Endotheciums, die sogenannte Columella (vergl. auch Fig. 6, 17).

Oberhalb des Sporensackes finden wir in der Theca ein kegelförmiges Stück (Fig. 6, 17), das später den Deckel, Operculum genannt, bilden wird, mit dem sich die Mooskapsel öffnet. Eine geringe Einschnürung zeigt bereits den Rand dieses Operculums an. Mikroskopisch ist die Grenzlinie zwischen Operculum und Kapsel schon leicht zu sehen. Inzwischen ist die eigentliche Theca, zwischen Operculum und Apophyse gelegen, bedeutend angeschwollen. Während die Columella bis an die Spitze des Deckels reicht, hört das Archesporium schon früher auf; auch erreicht es nicht ganz den Boden des Sporensackes; es hat also die Form eines umgekehrten Gasglühlichtstrumpfes. Das sterile Stück oberhalb des Sporensackes differenziert sich in der Weise, daß die äußere Schicht das Operculum bildet, die inneren aber sich zu einem System eigentümlicher Zähne ausbilden, zum sogenannten Peristom, das bei der Ausstreuung der Sporen wirksam wird. An der Grenze von Theca und Operculum, an der Stelle also, wo sich die Kapsel öffnen wird, finden weitere Differenzierungen statt, indem an dem oberen Rande der Kapsel sich die Zellen verdicken, die oberhalb dieses Randes gelegenen Epidermiszellen sich in radiärer Richtung bedeutend strecken und den sogenannten Annulus bilden. Die unteren Zellen dieses Annulus sind dünnwandig, enthalten viel Schleim und werden alsbald stark turgeszent, die oberen

hingegen sind dickwandig; diese letzteren bilden den unteren Rand des Operculums, die ersteren werden schließlich zersprengt und werfen den Deckel ab. Die Epidermiszellen der Theca haben inzwischen ihre Außen- und Querwände verdickt (Fig. 6, 18). Das Peristom besteht aus einer dem Operculum anliegenden Zellenschicht, welche ihre Außenwände und einen Teil ihrer Querwände etwa in derselben Weise wie die Epidermiszellen der Theca verdicken (Fig. 6, 18). Auch die inneren Wände verdicken sich (Fig. 6, 18, 19). Später werden die unverdickten Teile der Querwände zerstört, wodurch zwei Systeme von Peristomzähnen entstehen, das Endostom und das Exostom, welche an der Basis durch einen Ring von verdickten Zellen mit der Kapselwand in Verbindung stehen (Fig. 6, 18). Ein Peristomzahn von *Funaria* ist also nicht aus Zellen, sondern aus verdickten Zellwänden aufgebaut.

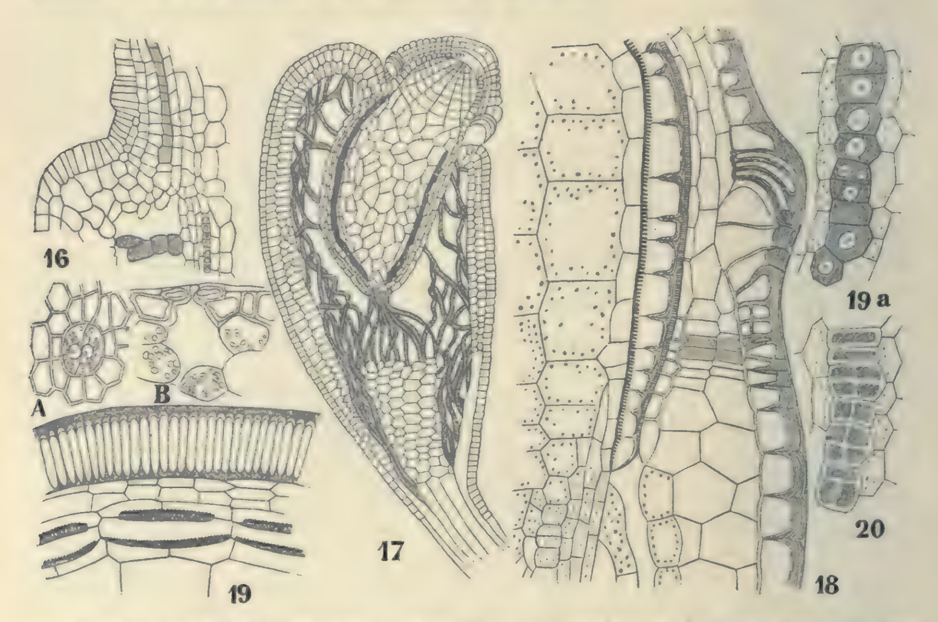


Fig. 6. Funaria hygrometrica. Weitere Entwickelung des Sporogons und Ausbildung des Peristoms, nach GÖBEL.

Auf der Apophyse bilden sich Stomata aus (Fig. 6, A, B), d. h. Intercellularräume, welche durch einen Spalt mit der Außenwelt kommunizieren. Dieser Spalt ist von zwei Zellen begrenzt, welche ihn schließen können und daher Schließzellen heißen. Durch diese Stomata stehen die grünen Zellen in der Apophyse mit der Atmosphäre in Verbindung.

In der Seta sondert sich ein zentraler Strang dünnwandiger, das Wasser leitender Elemente, welcher von einer Schicht dickwandiger brauner Zellen umgeben ist. Auch die Epidermiszellen der Seta verdicken ihre Wände.

Wir sahen schon, daß der Fuß in das Moospflänzchen eindringt, so daß die 2x-Generation, welche ja anfänglich grün ist, in derselben Weise auf der x-Generation schmarotzt, wie z. B. *Viscum* auf einem Apfelbaum.

Kehren wir jetzt noch einmal zu dem Archespor zurück, das wir in der Form einer einzelnen Zellschicht (Fig. 5, 13; Fig. 6, 19A) ver-

lassen haben. Die weitere Entwickelung ist sehr einfach, durch perikline Wände wird es zweischichtig (Fig. 6, 20) und besteht nun aus Sporenmutterzellen. Diese werden durch Verschleimung der Wände frei und schweben nun in der Flüssigkeit, mit der sich der Sporensack gefüllt hat. Durch Tetradenteilung, wobei die Reduktionsteilung des Kernes stattfindet, entstehen aus jeder Sporenmutterzelle 4 Sporen.

Ist die Kapsel einmal reif, so vertrocknet sie, und alle dünnwandigen Elemente kollabieren, so daß im Innern der Kapsel nur die Sporen und das Peristom übrig bleiben; letzteres ist nämlich, wie wir sahen, an seiner Basis mittels eines Ringes verdickter Zellen an der Kapselwand befestigt. Das Operculum wird abgeworfen, und wir haben nun auf langem Stiel eine kleine Urne, deren Mündung zunächst noch von den mit den Spitzen aneinander stoßenden Peristomzähnen verschlossen ist. Bei feuchtem Wetter biegen sie sich einwärts, bei trockenem auswärts, wodurch sie die Sporen herauswerfen, welche nun alsbald zu Protonema auskeimen. So sind wir denn zu unserem Ausgangspunkte zurückgekehrt und haben gesehen, daß aus der Moosspore eine algenähnliche x-Generation entsteht, welche sich durch Brutzellen und Brutknospen ungeschlechtlich vermehren kann. Schreitet sie zur Fruktifikation, so bildet sie zunächst Gametophoren, die beblätterten Moospflänzchen, welche in Andröcien und Gynöcien Antheridien und Archegonien bilden. Durch Befruchtung der in dem Archegonium vorhandenen Eizelle entsteht eine Zygote, welche zu der 2x-Generation heranwächst.

Diese 2x-Generation ist stark spezialisiert, sie besitzt keine Blätter und ist wenigstens halbparasitisch auf der x-Generation, ihre vegetative Entwickelung ist sehr beschränkt, sie stellt eigentlich nur einen Produktions- und Ausstreuungsapparat der von ihr gebildeten Sporen dar. Sehen wir jetzt einmal, wie sich ein Farn entwickelt.

Dritte Vorlesung.

Die Lebensgeschichte eines leptosporangiaten Farnes.

Gehen wir wieder von den Sporen aus. Ebenso wie beim Moose finden wir hier ein braunes Exospor und ein farbloses Endospor, welche eine Energide mit Chloroplasten oder Leukoplasten umschließen. Sind Leukoplasten vorhanden, so ergrünen diese bei der Keimung alsbald; die Spore nimmt Wasser auf, infolgedessen schwillt sie an, zersprengt das Exosporium und läßt das Endospor als kleine Papille hervortreten. Aus dieser Papille entsteht dann ein kurzer Zellfaden, welcher schon sehr bald das erste Rhizoid bildet (Fig. 7, 1, 2). Alsbald entsteht in der Endzelle eine Längswand, der sich eine andere Wand senkrecht aufsetzt, wodurch eine zweischneidige Scheitelzelle (Fig. 7, 3) gebildet wird, die nun abwechselnd links und rechts Segmente abscheidet.

So entsteht eine Zellfläche, die, indem sich die lateral gelegenen Segmente unregelmäßig schnell teilen, alsbald herzförmig wird. Zunächst liegt die Scheitelzelle noch in der Einbuchtung, sehr bald aber wird sie aufgeteilt und es tritt Randwachstum an die Stelle des Scheitelwachstums, auch kommt es wohl vor, daß überhaupt keine Scheitelzelle gebildet wird, sondern unregelmäßige Teilungen die Bildung der Zellfläche herbeiführen. Die Zellfläche trägt den Namen Prothallium und ist, da sie Geschlechtsorgane trägt, ein Gametophor, der Moospflanze homolog.

Der Farn fängt also ebenfalls seine Entwickelung mit der Bildung eines Fadens an, der aber meistens sehr frühzeitig zur Bildung einer Zellfläche, des Gametophors, schreitet.

Wie lang der Faden wird, hängt von den herrschenden Bedingungen ab: die Fig. 7, 2a zeigt einen sehr langen Faden, entstanden bei der Keimung einer Spore von *Acrostichum peltatum*, welche innerhalb des noch festsitzenden Sporangiums, also unter Mangel an Aschenbestandteilen keimte.

In der Mediane des Prothalliums treten später der breiten Seite parallele Teilungen ein, wodurch es dort mehrschichtig wird und eine Art von breitem Mittelnerven bildet. Am Rande des Prothalliums können Haare gebildet werden (Fig. 7, 5), welche vielleicht Schutz verleihen gegen den Angriff kleiner Tiere.

An der Unterseite des ventralen Gewebspolsters oder des Mittelnerven werden zahlreiche Rhizoide gebildet, welche das Prothallium

am Boden befestigen und die Wasserzufuhr besorgen, wobei sie gleichzeitig die nötigen Aschenbestandteile dem Prothallium zuführen; einzelne Rhizoide können sich auch an den Flügeln des Prothalliums bilden.

Dasselbe Gewebspolster trägt weiter an seiner Unterseite die Archegonien, während Antheridien sowohl auf ihm wie auf den Flügeln des Prothalliums gebildet werden, ja sogar aus Randzellen hervorgehen können.

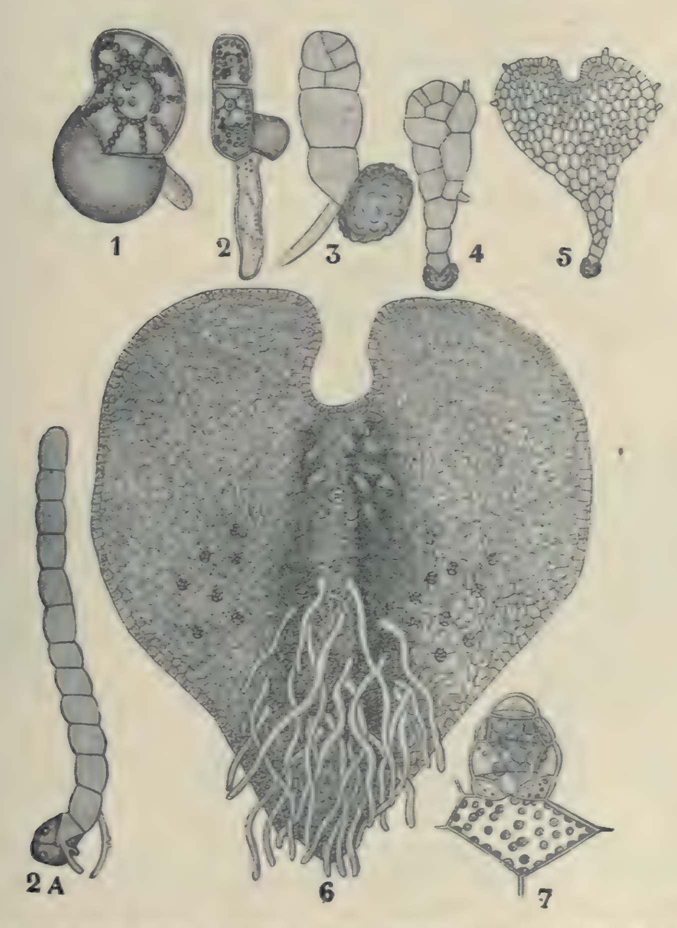


Fig. 7. 1 und 2 Junge Prothallien von Dicksonia antarctica nach LUERSSEN. 2 A Acrostichum peltatum. Fadenprothallium bei Keimung innerhalb der Sporangien entstanden, nach GÖBEL. 3 Dasselbe von Hymenolepis spicata, Bildung der Scheitelzelle, nach GÖBEL. 4—5 Aeltere Prothallien von Aspidium filix mas nach LUERSSEN. 6 Prothallium eines Farnkrautes mit Antheridien und Archegonien, von der Unterseite gesehen, nach LUERSSEN. 7 Antheridium von Asplenium alatum, nach KNY.

Der Bau des reifen Antheridiums ist bei allen *Leptosporangiaten* so ziemlich derselbe. Innerhalb einer einschichtigen Wand liegt das fertile, aus Spermazellen bestehende Gewebe. Die obere Zelle der Antheridienwand, die sogenannte Deckelzelle, fungiert als Oeffnungsapparat. Bei der Oeffnung kann die Deckelzelle entweder emporgehoben oder stern-

förmig durchbrochen werden; letzteres ist der gewöhnlichere Fall; wir finden ihn z. B. bei den *Polypodiaceae.*

Wie entsteht nun ein Antheridium?

Es findet dies bei den verschiedenen *Pteridophyten* in ziemlich verschiedener Weise statt (vergl. Göbel, Org., p. 392). Bei den *Polypodiaceen,* auf welche wir uns zunächst beschränken wollen, stülpt sich eine Prothalliumzelle hervor und wird mittels einer Querwand abgeschnitten. In der so gebildeten halbkugeligen Zelle entsteht nun eine trichterförmige Wand (Fig. 8, 1), welcher alsbald eine perikline folgt (Fig. 8, 2). In der oberen Zelle erscheint darauf eine ringförmige Wand (Fig. 8, 3, 4), welche die Deckelzelle abschneidet. Darauf teilt sich die zentrale Zelle in eine Anzahl von Spermatiden (Fig. 8, 5, 6), die je ein Spermatozoon liefern.

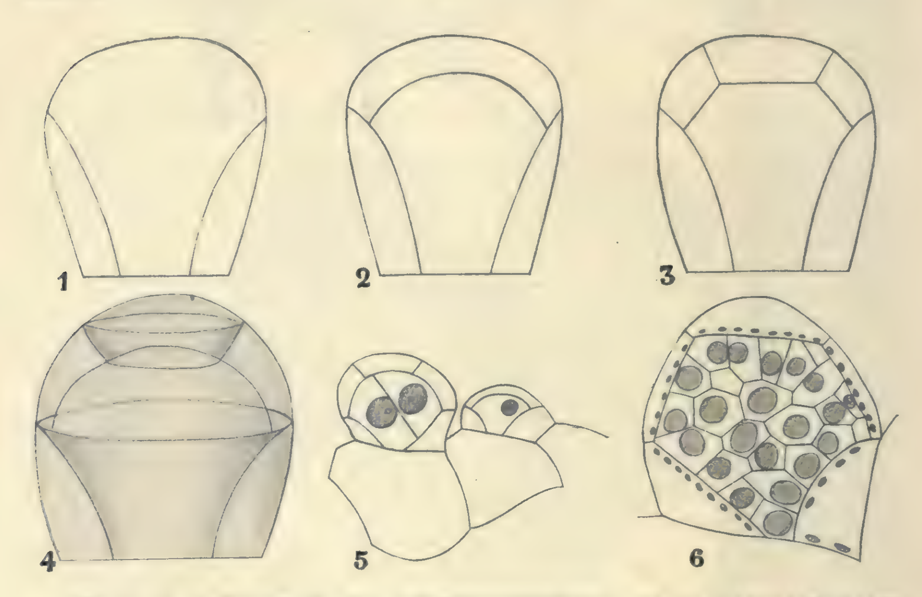


Fig. 8. 1—4 Schema für die Antheridienentwickelung bei Leptosporangiaten. 5—6 Entwickelung der Antheridien bei Onoclea struthiopteris, nach Campbell.

Während die Entwickelung der Antheridien, wie wir später sehen werden, bei den verschiedenen *Pteridophyten*-Gruppen ziemlich verschieden ist, ist dagegen die der Archegonien bei allen *Pteridophyten* so ziemlich dieselbe.

Immer teilt sich eine Oberflächenzelle zunächst mittels einer Querwand in eine obere und eine untere Zelle. Durch gekreuzte Wände teilt sich darauf die oberste Zelle in 4 Stücke (Fig. 9, 1, 2), und diese vierzellige Kappe wird von der unteren Zelle etwas emporgehoben, so daß sie über das Prothallium hervorragt (Fig. 9, 2). Diese 4 Zellen sind es, die den Hals des Archegoniums bilden werden, dazu teilt sich jede von ihnen durch Querwände in eine Anzahl von Zellen (Fig. 9, 3—5), so daß der Hals alsbald aus 4 Zellreihen zusammengesetzt wird (Fig. 9, 6A, 6B).

Inzwischen hat sich die aus der Oberflächenzelle entstandene untere Zelle durch eine Querwand wieder in eine obere, die Halskanalzelle, und

in eine untere, die zentrale Zelle, geteilt. Die Halskanalzelle wächst zwischen den Halszellen aufwärts; die Zentralzelle teilt sich später ebenfalls mittels einer Querwand in eine obere, die Bauchkanalzelle, und in eine untere, die Eizelle. Damit ist das Archegonium fertig, dem Moosarchegonium gegenüber scheint es also sowohl wegen des Fehlens einer Scheitelzelle, als wegen der geringen Zahl von Halskanalzellen reduziert. Bei der Reife öffnet sich das Archegonium durch das Auseinanderweichen der Halszellreihen (Fig. 9, 7), Halskanalzelle und Bauchkanalzelle verschleimen, und es kann nun das Ei durch ein eindringendes Spermatozoon befruchtet werden. Dabei wird vermutlich Aepfelsäure abgeschieden, diese Substanz besitzt wenigstens die Eigenschaft, Farnspermatozoen anzuziehen, während die Spermatozoen der Moose von Rohrzucker angezogen werden. Bei den Lebermoosen, *Sphagnaceen* und *Marsilia* kennt man die Substanz, welche die Spermatozoen heranzieht, noch nicht.

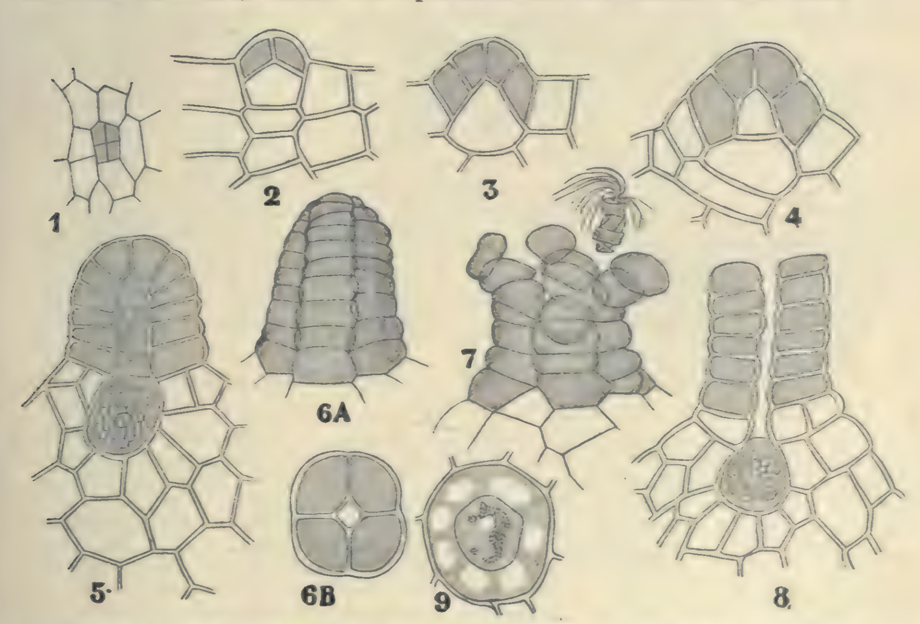


Fig. 9. 1—8 Entwickelung des Archegoniums bei Osmunda, nach LUERSSEN. 9 In die Eizelle eingedrungenes Spermatozoon, nach SHAW.

Nach PFEFFERS Angaben ist es jetzt leicht, die Anlockung der Spermatozoen bei Farnprothallien zu demonstrieren. Dazu bringt man eine Anzahl mit Antheridien besetzter kleiner Prothallien, nachdem man sie schnell abgespült hat, in einen Tropfen Wasser, in welches die Spermatozoen alsbald in großer Zahl hinausschwärmen. In einen solchen mit Spermatozoen versehenen Tropfen schiebt man nun ein gläsernes Kapillarröhrchen, in welchem sich eine 0,01- oder 0,1-proz. Lösung von apfelsaurem Natron befindet, und man sieht nun alsbald die Spermatozoen in dieses Röhrchen eindringen.

Nach der Kopulation tritt der Spermakern in das Ei ein, verschmilzt mit dem Eikern, ist aber noch viele Stunden später innerhalb des letzteren sichtbar (Fig. 9, 9).

Aus der Zygote entsteht nun der Farnembryo, d. h. die junge 2x-Generation.

Es finden nun in der Zygote verschiedene Teilungen statt, welche, wie Göbel schon 1882 in seinen Grundzügen der Systematik etc. p. 227 bemerkt, nicht spezieller Natur sind, sondern bei allen Organen gleicher Form etwa in derselben Weise wiederkehren. Das zeigt deutlich die hier zum Vergleich abgebildete Brutknospe von *Marchantia polymorpha.*

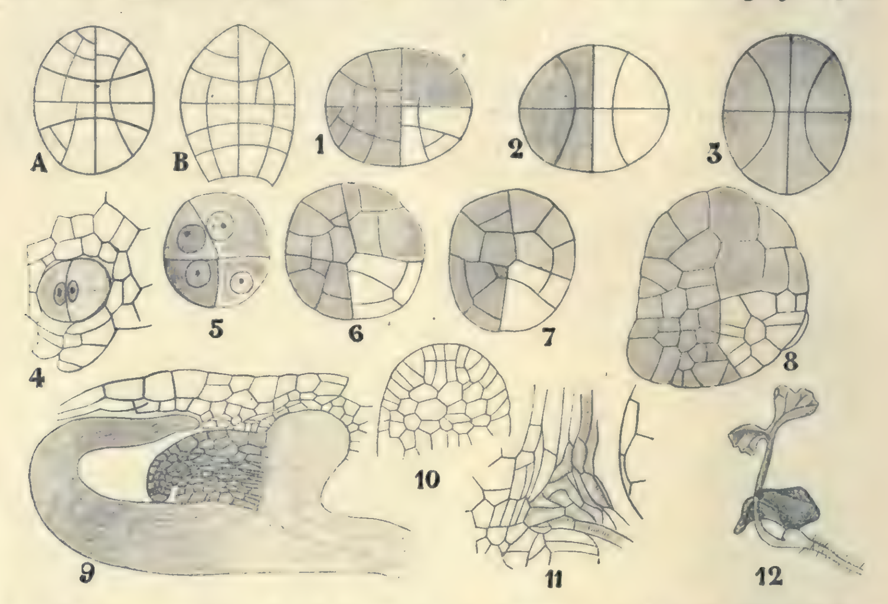


Fig. 10. Ausbildung des Embryos bei den Farnen. A Schema für die Zellteilung im Filicineen-Embryo. B Junge Brutknospe von Marchantia polymorpha. 1 Dieselbe Figur wie A um 90° gedreht. Alle nach Göbel. 2 Ein etwas jüngerer Embryo als Fig. 1, von unten betrachtet. 3 Ein solcher von vorn betrachtet. 4—8 Entwickelung des Embryos von Onoclea sensibilis, nach Campbell und Shaw. 4 Ein zweizelliger Embryo. 5 Ein achtzelliger Embryo im Längsschnitt. 6—7 Zwei Längsschnitte eines älteren Embryos. 8 Längsschnitt eines vorgeschrittenen Embryos; die Kotyledone, links unten, fängt an sich vorzuwölben, rechts unten die Wurzel, links oben der Stamm, rechts oben der Fuß. 9 Onoclea struthiopteris. Längsschnitt einer jungen 2x-Generation noch mit dem Prothallium in Verbindung, die in Fig. 8 angelegten Organe in weiterer Ausbildung zeigend, die Kotyledone hat sich hinaufgekrümmt, die Wurzel ist abgeschnitten, der Fuß steckt noch im Prothallium, der Stamm hat das erste, nach unten gekrümmte Blatt angelegt. 10 Oberflächenansicht einer Kotyledone, die anfängt sich zu gabeln, links und rechts der Mediane sieht man eine Scheitelzelle. 11 Zentrale Partie der Fig. 9, das primäre Tracheidengewebe zeigend. 12 Eine junge Pflanze mit dichotomer Kotyledone und primärer Wurzel noch mit dem verschrumpften Prothallium in Verbindung, sämtlich nach Campbell.

Im Vergleich mit den Embryonen anderer *Pteridophyten* entwickeln sich die verschiedenen Organe des Farnembryos besonders schnell. Dies ist für sie eine notwendige Existenzbedingung, da in der Zygote nur wenig Nahrung vorhanden ist und die geringe Assimilationstätigkeit des Prothalliums dem Embryo nur verhältnismäßig wenig Nahrung zuzuführen vermag.

Aus dem Embryo entwickeln sich, unabhängig voneinander:

1) die Stammknospe;
2) eine Kotyledone;

3) die erste Wurzel;
4) ein Saugorgan, der sogenannte Fuß, durch den der Embryo Nahrung aus dem Prothallium zieht.

Die Kotyledone ist von einem gewöhnlichen Blatte nicht zu unterscheiden, trägt aber diesen Namen, weil sie nicht, wie die übrigen Blätter, von der Stammknospe gebildet wird. Sehen wir einmal bei *Onoclea sensibilis*, wie die Organe angelegt werden.

Die erste Wand, welche in der Zygote entsteht, nimmt die Achse des Archegoniums in sich auf und ist also eine Längswand. Sie teilt den Embryo in eine vordere, nach der Scheitelzelle des Prothalliums gerichtete, und in eine hintere Hälfte. Aus der vorderen Hälfte entstehen Stamm und Kotyledone, aus der hinteren Wurzel und Fuß. Die folgende Wand steht senkrecht zur ersten und teilt also den Embryo in Quadranten. Aus dem oberen vorderen Quadranten entsteht der Stamm, aus dem oberen hinteren der Fuß, aus dem unteren vorderen die Kotyledone, aus dem unteren hinteren die Wurzel.

In jedem dieser Quadranten entstehen nun noch Wände, welche in unseren Figuren ungefähr in der Ebene des Papiers liegen und also den Embryo in Oktanten zerlegen. Diese Oktantenwände teilen Kotyledon- und Stammquadranten in fast gleiche, die anderen Quadranten aber, zumal den Wurzelquadranten, öfters in sehr ungleiche Hälften. Darauf entsteht in jedem Oktanten eine dreiseitige Scheitelzelle, so daß dann im Embryo 8 Scheitelzellen vorhanden sind. Im Stammquadranten bleiben beide Scheitelzellen bestehen; die eine wird zur Scheitelzelle des Stammes, die andere zur Scheitelzelle des ersten Blattes. Im Fußquadranten werden beide alsbald aufgeteilt, so daß der Fuß sich nur zu einem Höcker entwickelt.

Im Wurzel- und Kotyledonquadranten bleibt nur in einem der beiden Oktanten die Scheitelzelle bestehen und wird zur Scheitelzelle des betreffenden Organs.

Aus dieser Entwickelung folgt also direkt, daß jedes Organ der Farnpflanze, es sei ein Stamm, ein Blatt, eine Kotyledone oder eine Wurzel, von einer Scheitelzelle aufgebaut wird.

Der Umstand, daß man beim Farn die verschiedenen Organe auf die Oktanten zurückführen kann, darf uns aber nicht zu der Annahme verführen, daß in der Zygote erbungleiche Teilungen auftreten; das Gegenteil folgt schon daraus, daß ein Farnblatt öfters Knospen zu bilden vermag, welche zu neuen ganzen Farnpflanzen auswachsen können. Dies wäre offenbar unmöglich, wenn im Stammquadranten nicht sämtliche Eigenschaftsträger der Farnpflanze vorhanden wären.

Sehen wir jetzt einmal, wie sich die verschiedenen Organe weiter entwickeln.

Wir wissen schon, daß der Fuß nur ein ephemeres Dasein hat, daß er sich bloß zu einem höckerartigen Haustorium entwickelt und später zugrunde geht. Auch die Kotyledone lebt nur verhältnismäßig kurz. Die ursprünglich dreiseitige Scheitelzelle verwandelt sich alsbald, indem keine Wände mehr parallel der basalen Wand gebildet werden, in eine zweiseitige, welche abwechselnd rechts und links Segmente abschneidet. Dadurch wird das ursprünglich konische Kotyledonprimordium flach, gabelt sich aber alsbald, indem es zwei Scheitelzellen bildet (Fig. 10, 10), und wird dadurch zweilappig (Fig. 10, 12).

Auch die erste Wurzel ist nicht bleibend; sie entwickelt sich etwa in derselben Weise wie die späteren Wurzeln, so daß wir auf die Besprechung dieser letzteren verzichten können. Hier sei nur noch bemerkt, daß die späteren Wurzeln an der Basis des Stammes entstehen, dicht an der Grenze zwischen Stamm und Kotyledone.

Meistens bricht die Wurzel zuerst durch die Archegonienwand hervor; bald erscheint auch die Kotyledone und dann stirbt das Prothallium ab; in jenem Moment ist der eigentliche bleibende Teil der Farnpflanze, der Stamm, noch sehr klein.

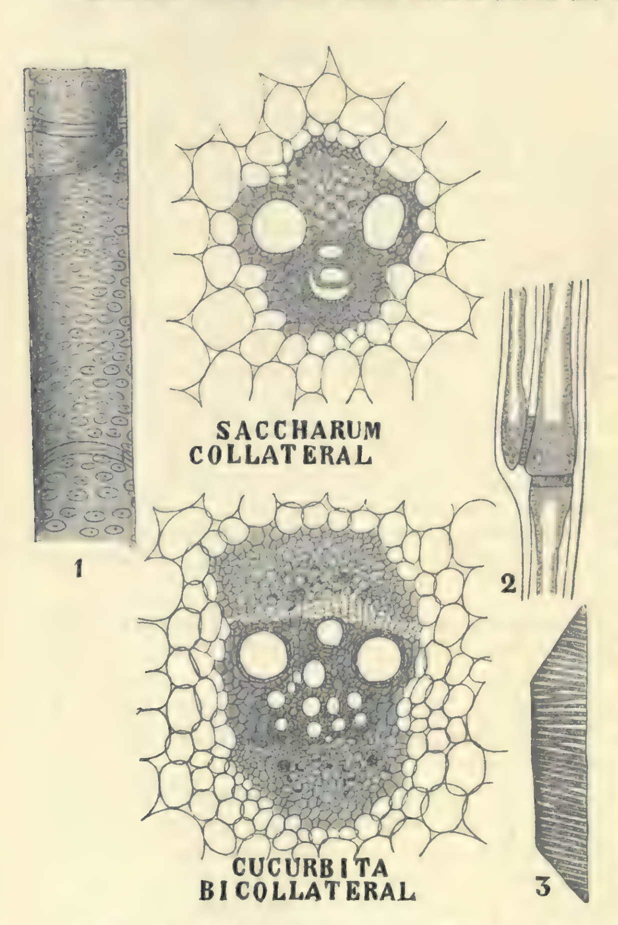


Fig. 11. 1 Stück eines getüpfelten Gefäßes aus dem Stamm von Helianthus, nach PRANTL. 2 Drei Siebröhren von Bignonia radicans, nach BRIOSI. 3 Tracheide aus dem Blatt von Polypodium vulgare, nach PRANTL. Die Figuren von Saccharum und Cucurbita nach GIESENHAGEN.

Schon bald entsteht im Embryo ein für die *Pteridophyten* typisches Gewebe, das Gefäßbündel, wenn auch eigentliche Gefäße, d. h. durch Zellfusionen entstandene wasserleitende Röhren, den *Zoidogamien* fehlen. Wenn wir trotzdem von Gefäßbündeln reden, so hat das darin seinen Grund, daß die Tracheidensysteme der *Zoidogamia* dieselbe Rolle wie bei den *Phanerogamen* spielen. Diese Rolle ist eine doppelte, nämlich der Transport von Wasser und der darin gelösten anorganischen Substanzen und der Transport von organischen Nahrungssubstanzen, die von der Pflanze selbst gebildet wurden. Dementsprechend ist das Gefäßbündel in zwei Gewebearten gesondert, in eine, welche das Wasser leitet und Xylem heißt, und in eine, welche die organischen Substanzen leitet und den Namen Phloem führt.

Im Xylem finden sich bei den Farnen Tracheiden, das sind gestreckte Elemente mit verdickten Wänden, welche nur aus Zellwand bestehen, indem die ursprünglich darin vorhandenen Energiden abgestorben sind. Sie sind nicht, wie echte Gefäße, zu längeren oder kürzeren Röhren verschmolzen, sondern, auch wenn sie einen Strang bilden, sind darin

meist sehr schief gestellte Querwände vorhanden. Diese fehlen in echten Gefäßen, wie sich leicht an einem Rotang (*Calamus* spec.) demonstrieren läßt. Man braucht diesen nur mit einem Ende in Wasser zu stecken und am anderen Ende hineinzublasen, um zahlreiche Luftblasen im Wasser aufsteigen zu sehen.

Im Phloem sind die wichtigsten Elemente die Siebröhren, das sind lebende, langgestreckte Elemente mit perforierten Querwänden und öfters auch mit Perforationen an den Längswänden, wodurch ein Transport kolloidaler Substanzen ermöglicht wird.

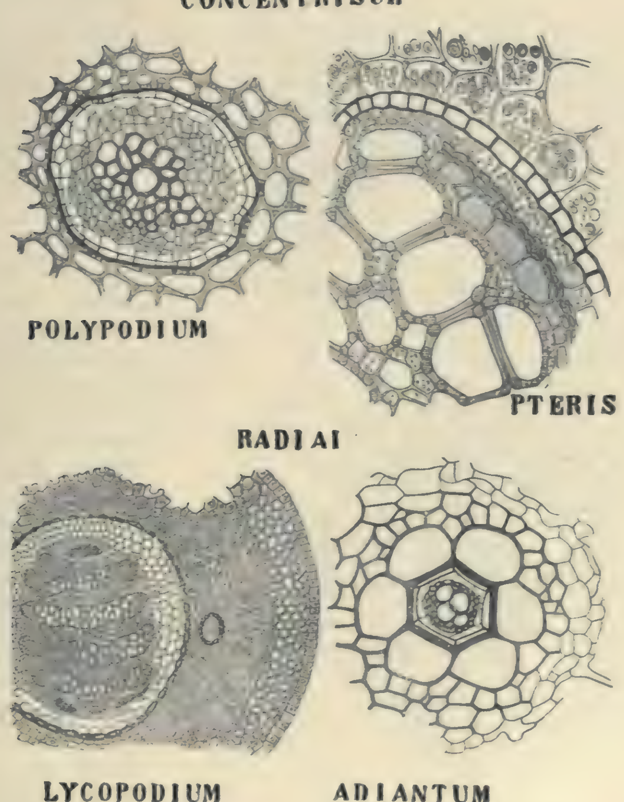


Fig. 12. Gefäßbündeltypen, nach DE BARY.

Je nach der gegenseitigen Lage von Xylem und Phloem unterscheidet man kollaterale, bikollaterale, konzentrische und radiäre Gefäßbündel. Die 3 ersteren kommen in Stämmen, die letzteren in Wurzeln, ausnahmsweise, z. B. bei einigen *Lycopodien*, im Stamme vor.

Ein kollaterales Gefäßbündel ist ein Gefäßbündel, in dem Xylem und Phloem hintereinander auf demselben Radius liegen. Meistens liegt dabei das Phloem an der Außenseite. Das in Fig. 11 abgebildete Gefäßbündel von *Saccharum officinarum* mag dies illustrieren.

Solche Gefäßbündel sind bei den *Phanerogamen* die Regel, bei den *Pteridophyten* finden wir sie z. B. bei *Equisetum*, *Ophioglossum* etc.

Bikollaterale Gefäßbündel unterscheiden sich von den kollateralen nur dadurch, daß sich auch an der Innenseite des Xylems noch eine Phloemmasse findet, so z. B. bei allen Blattspurbündeln der *Cucurbitaceen*, wie das in Fig. 11 abgebildete Bündel von *Cucurbita* zeigt.

Konzentrisch nennt man die Bündel, bei denen das Xylem von einem Phloemring umgeben wird; dieser Bündeltypus ist in den Stämmen von Farnen häufig, z. B. im Rhizom von *Polypodium*, wie die Abbildung Fig. 12 zeigt. Auch wenn der umgekehrte Fall eintritt, wenn das Phloem von einem Xylemring umgeben wird, spricht man von einem konzentrischen Bündel. Beispiele dafür trifft man im Rhizom von *Acorus Calamus* an (vergl. die Abbildung in Fig. 13).

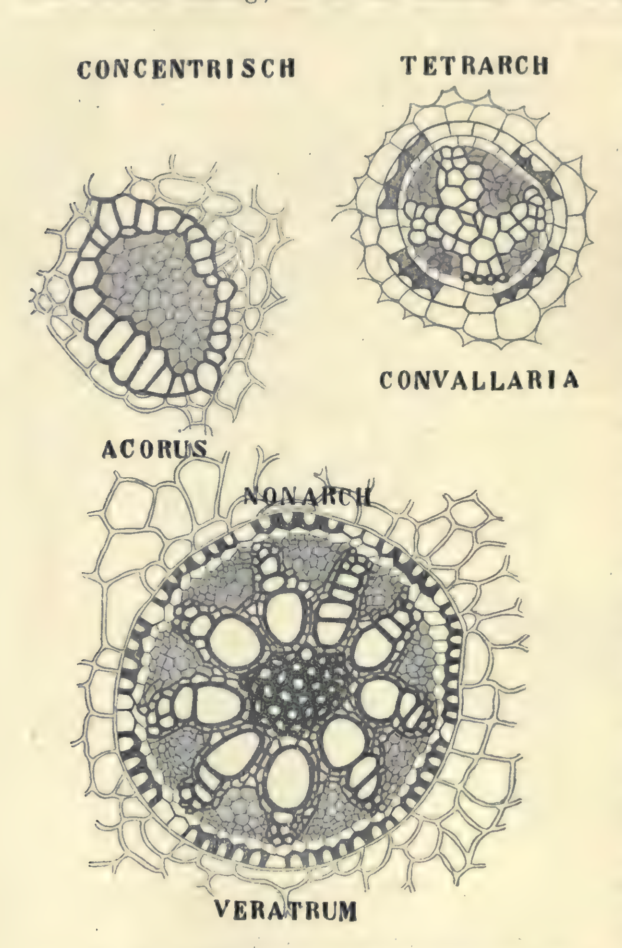


Fig. 13. Gefäßbündeltypen, nach DE BARY, PRANTL und GIESENHAGEN.

Radiäre Bündel sind Bündel, bei denen Phloem und Xylem auf verschiedenen Radien nebeneinander liegen. Je nach der Zahl der Xylemstränge redet man dabei von diarchen, triarchen oder polyarchen Bündeln. Meistens verlaufen die Xylemstränge hier vom Zentrum nach der Peripherie, wie z. B. bei dem in Fig. 13 abgebildeten tetrarchen Bündel von *Convallaria* und beim nonarchen von *Veratrum.* Wenn ein Bündel dieses Typus diarch ist, so liegen die beiden Xylemstränge in einer Linie, und es ist dann ein solches Bündel kaum von einem bikollateralen, oder, falls das Xylem kleiner als der Durchmesser des Bündels ist, kaum von einem konzentrischen zu unterscheiden, wie z. B. das in Fig. 12 abgebildete Bündel aus der Wurzel von *Adiantum* zeigt. Meistens trifft man radiäre Bündel in Wurzeln an, nur selten in Stämmen, wie z. B. das in Fig. 12 abgebildete Bündel eines *Lycopodiums* zeigt. Typisch radiär ist aber dieses Bündel nicht; zwar liegen die Xylem- und Phloemstränge auf verschiedenen Radien; sie strahlen jedoch nicht vom Zentrum aus, sondern verlaufen unter sich parallel.

Wie entsteht nun ein Gefäßbündel? Die Antwort lautet: Durch Sonderung der es zusammensetzenden Gewebselemente in ursprünglich parenchymatische Initialen.

Diese Sonderung kann an verschiedenen Stellen der Initialen anfangen, und man nennt die Elemente, welche sich dabei zuerst bilden, RUSSOWS Vorgang folgend: Protoxylem und Protophloem, die später gebildeten Metaxylem und Metaphloem, Ausdrücke, die sich sämtlich auf das primäre Gefäßbündel beziehen, also bevor eventuelles Dickenwachstum eingetreten ist.

Bei einem normalen kollateralen Gefäßbündel liegt das Protoxylem an der Innenseite des Xylems oder, wie man das nennt, endarch, das Protophloem an der Außenseite des Phloems. Das Metaxylem wird hier also in zentrifugaler, das Metaphloem in zentripetaler Richtung gebildet. Liegt dagegen das Protoxylem nicht an der Peripherie der Initiale, sondern in ihrem Zentrum, so liegt es mesarch, und dann bildet sich ein Teil des Metaxylems in zentripetaler, ein Teil in zentrifugaler Richtung aus.

Man kann die Gefäßbündel im allgemeinen in zwei große Gruppen einteilen, nämlich in geschlossene und in offene. Geschlossen nennt man alle jene Gefäßbündel, in denen, nachdem die Sonderung in der Initiale stattgefunden hat, keine weiteren Veränderungen mehr eintreten, wie z. B. bei den Gefäßbündeln der Farne.

RICINUS

SAMBUCUS

Fig. 14. Dickenwachstum im kollateralen Bündel von Ricinus und im radiären Wurzelbündel von Sambucus, nach DE BARY.

Offene Gefäßbündel hingegen sind solche, bei denen in der Initiale nach der Sonderung von Xylem und Phloem ein undifferenzierter Gewebestreifen übrig bleibt, welcher später intercalares Wachstum herbeiführen kann. Dieser undifferenzierte Gewebestreifen trägt den Namen Cambium.

In einem normalen kollateralen Gefäßbündel bildet ein solches Cambium nach innen Xylem, nach außen Phloem. Infolgedessen wird das primäre Phloem nach außen geschoben und nimmt durch Anlagerung von Phloemelementen an seiner Innenseite an Dicke zu, während das

Xylem infolge der Anlagerung von Schichten an seiner Außenseite in die Dicke wächst. In dieser Weise wächst natürlich das ganze Bündel in die Dicke, und um dies zu ermöglichen, entsteht auch im Parenchym zwischen den Gefäßbündeln ein Cambium, daß nun ebenfalls nach innen Xylem, nach außen Phloem bildet. Da diese interfaszikulären Cambien auf gleicher Höhe liegen mit den intrafaszikulären, so entsteht ein ununterbrochener Cambiumring, der nach innen Holz, nach außen Bast bildet, wie dies die Jahresringe unserer Bäume so schön zeigen. — Wie das Dickenwachstum im radiären Bündel anfängt, zeigt die Figur von *Sambucus* in Fig. 14; auch dort entsteht schließlich ein ununterbrochener Cambiumring, so daß alte Wurzeln ähnliche Jahresringe wie Stämme aufweisen.

Bei den jetzt lebenden niedrigen *Zoidogamia* kommt Dickenwachstum nur sehr vereinzelt und in sehr geringer Ausgiebigkeit vor, bei fossilen Formen aber vielfach, z. B. bei *Calamiten* und *Lepidodendren*. Bei den *Zoidogamia* und bei den siphonogamen *Archegoniaten* ist Dickenwachstum auch jetzt noch häufig und ausgiebig, man denke nur an *Gingko* und an die *Coniferen*.

Nachdem wir uns also einigermaßen über den Bau der Gefäßbündel orientiert haben, wollen wir uns mit ihrer Verteilung in den betreffenden Organen, mit dem sogenannten Gefäßbündelverlauf beschäftigen.

Es ist ja allgemein bekannt, daß die Anordnung der Gefäßbündel auf dem Querschnitt eines Stengels sehr verschieden sein kann. Bisweilen finden wir ein einziges zentrales Bündel, in anderen Fällen einen Kreis dünnerer Bündel, in wieder anderen, z. B. in einem Palmenstamm, eine große Anzahl von dünnen Bündeln unregelmäßig auf dem Querschnitt zerstreut.

Auf den ersten Blick wäre ja eine Regelmäßigkeit bei solchem Verhalten kaum denkbar, aber die Untersuchungen von van Tieghem haben uns gelehrt, daß wir die beste Uebersicht erlangen, wenn wir die primären Gewebe der *Pteridophyten* und *Phanerogamen* einteilen in:

1) Epidermis,
2) Rinde,
3) Stele oder Zentralzylinder,

eine Einteilung, welche gegenüber der älteren von Sachs in Hautgewebe, Grundgewebe und Gefäßbündel manche Vorteile bietet.

In der mehrschichtigen Rinde unterscheidet man weiter die vielfach besonders ausgebildete äußere Schicht als Exodermis und die meistens besonders ausgebildete innere Schicht als Endodermis. Letztere bildet in den Wurzeln die sogenannte Schutzscheide, in den Stengeln die Schutzscheide, Stärkescheide, Zuckerscheide oder Parenchymscheide. Meistens trifft man in der Rinde keine eigenen Gefäßbündel an. Wohl aber laufen die von den Blättern kommenden Gefäßbündel, bevor sie die Stele erreichen, durch die Rinde. Da sie keineswegs immer dem kürzesten Weg vom Blatte zur Stele folgen, können sie durch mehrere Internodien in der Rinde verlaufen, bevor sie in die Stele eintreten.

Der Zentralzylinder oder die Stele bildet den am meisten komplizierten Teil des Pflanzenkörpers.

Die äußeren Schichten der Stele tragen den Namen Pericykel. Das Pericykel kann ein- oder mehrschichtig sein; es besteht meistens aus Parenchym, öfters aber mit Sklerenchym vermischt.

Im Pericykel entstehen öfters Neubildungen, wie Kork, Nebenwurzeln und Adventivknospen. Das Pericykel kann komplett oder inkomplett sein, in letzterem Falle ist es an verschiedenen Stellen unterbrochen.

Im Innern des Pericykels finden wir die Gefäßbündel oder in der Wurzel die Xylem- und Phloemstränge. Bei den *Dikotylen* stehen die Gefäßbündel auf dem Stammquerschnitt in einem Kreise, bei den *Monokotylen* sind sie unregelmäßig über dem Querschnitt zerstreut. Zwischen den Bündeln finden sich Parenchymstreifen, die sogenannten Markverbindungen oder primären Markstrahlen, während das zentrale Parenchym den Namen Mark trägt. Alles, was sich innerhalb der Endodermis befindet, gehört zur Stele.

Von den hier genannten Teilen der Stele können viele fehlen.

So fehlt z. B. das Pericykel gänzlich in den Wurzeln von *Equisetum*, in den dünnen Stengeln von *Salvinia*, *Azola*, *Ceratophyllum*.

Teilweise fehlt das Pericykel, namentlich den Xylemteilen gegenüber, in den Wurzeln der *Gramineen*.

Oefters fehlt das Mark.

Wir können also sagen, daß sowohl im Stengel wie in der Wurzel eine Stele vorhanden ist, in welcher die Gefäßbündel verlaufen; in der Stammstele liegen Xylem und Phloem auf dem gleichen, in der Wurzelstele auf verschiedenen Radien.

In der Tat findet man denn auch im zuerst gebildeten Gliede eines jeden Stengels eine einfache Stele, ein solches Stengelglied heißt monostel. In den älteren Gliedern aber kann die Sache komplizierter werden, statt monostel kann das Glied infolge von Verzweigung der Stele polystel werden. Wir finden dann auf dem Querschnitte mehrere Stelen, eine jede von einer Endodermis umgeben; solche Stelen liegen meistens im Kreise. Dies ist z. B. bei manchen Farnen der Fall, und es ist nicht richtig, wenn man hier sagt, es liegen die Gefäßbündel in einem Kreise, denn die Anwesenheit einer Endodermis um jedes angebliche Gefäßbündel zeigt, daß wir hier nicht mit Gefäßbündeln, sondern mit Stelen zu tun haben.

In anderen Fällen aber, z. B. bei den meisten *Phanerogamen*, verlassen die Gefäßbündel später die Stele, um in die Blätter einzutreten, solche Bündel sind dann astel.

In einigen Fällen, die ich hier nicht näher erörtern will, nennt van Tieghem auch den Stamm astel, wenn nämlich der Zentralzylinder, wie van Tieghem dies nennt, „zerrissen" ist. Ich stimme aber Schoute vollständig bei, wenn er p. 116 seiner klar geschriebenen „Stelärtheorie" sagt: „Wir können somit schließen . . ., daß vielmehr die Astelie und die Polystelie van Tieghems in keiner Hinsicht wesentlich verschieden sind."

Ich werde denn auch künftighin beide unter dem Namen Meristelie zusammenfassen.

Monostel ist demnach ein Organ mit einem einheitlichen Zentralzylinder, meristel ein Organ mit einem zerspaltenen oder verzweigten Zentralzylinder.

Die Monostelie

kann sich nun in sehr verschiedener Weise darstellen. Die wichtigsten Formen der Monostelie mögen hier ganz kurz besprochen werden.

Erstens kann in der Stele ein einziges konzentrisches Gefäßbündel mit zentralem Xylem vorhanden sein. Man redet dann mit JEFFREY von einer Protostele oder mit BREBNER von einer Haplostele (Fig. 15, 1).

Wenn im Zentrum eines solchen Bündels ein Mark vorhanden ist, so redet WORSDELL von einer „Tubularstele", SCOTT von einer „medulated monostele", BREBNER von einer „medulated haplostele" und JEFFREY von einer Siphonostele (Fig. 15, 2, 3).

Bei der Siphonostele kann man nun noch zwei Typen unterscheiden, nämlich die ektophloische Siphonostele, bei der sich bloß ein Mark, ein Xylemring und ein Phloemring (Fig. 15, 2), und die amphiphloische Siphonostele, bei der sich überdies an der inneren Seite des Xylemringes noch ein Phloemring vorfindet (Fig. 15, 3). Letztere Modifikation nennt GWYNNE-VAUGHAN eine Solenostele.

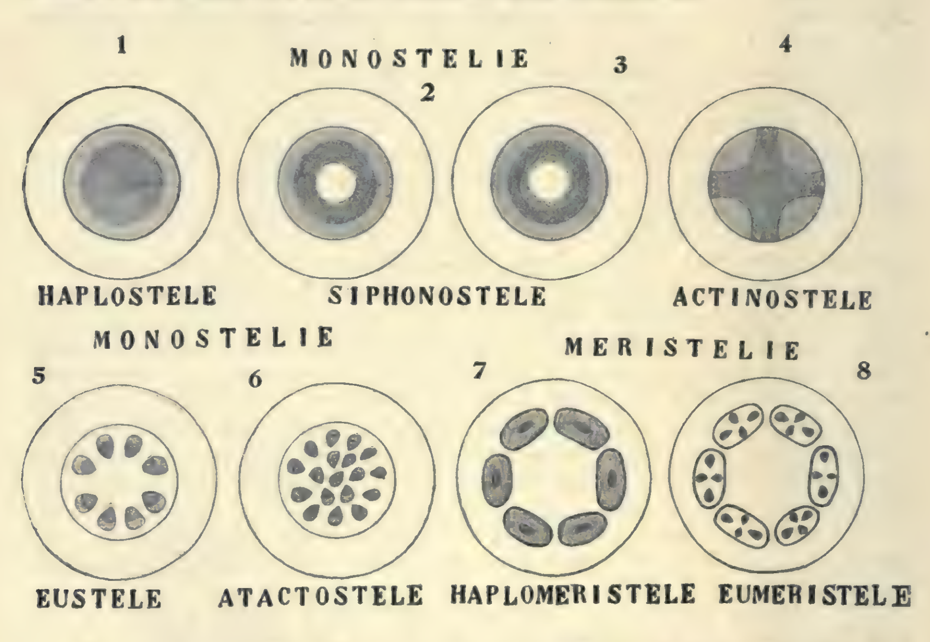


Fig. 15. Die wichtigsten Formen der Monostelie und der Meristelie schematisch dargestellt. Das Xylem ist dunkel, das Phloem heller schraffiert, die Endodermis, sowie der Stengelumfang mittels einer schwarzen Linie angegeben.

Liegen Xylem und Phloem, wie in den Wurzeln, nicht auf den gleichen, sondern auf verschiedenen Radien, so reden wir mit BREBNER von einer Aktinostele (Fig. 15, 4). Sind innerhalb der einzigen Stele eine Anzahl gesonderter Gefäßbündel vorhanden, so sprechen wir mit BREBNER von einer Eustele, wenn diese Gefäßbündel auf dem Querschnitt einen Kreis bilden (Fig. 15, 5), sonst von einer Ataktostele (Fig. 15, 6).

Die Meristelie.

Meristel nennen wir ein Organ, in dem mehrere Stelen, d. h. also mehrere Gefäßbündel oder Gefäßbündelgruppen, jede von ihrer eigenen

Endodermis umgeben, vorkommen, und zwar reden wir mit BREBNER von Haplomeristelie (Fig. 15, 7), wenn jede der Stelen eine Haplostele ist, von Eumeristelie (Fig. 15, 8), wenn jede der Stelen eine Eustele ist.

Wir werden also die folgende Nomenklatur verwenden:

Die Monostelie wird eingeteilt in Haplostelie, Siphonostelie (ektophloische und amphiphloische), Aktinostelie, Eustelie und Ataktostelie,

die Meristelie in Haplomeristelie und Eumeristelie.

Der Gefäßbündelverlauf.

Betrachten wir zunächst die Eustele und sehen wir, wie die Gefäßbündel darin verlaufen.

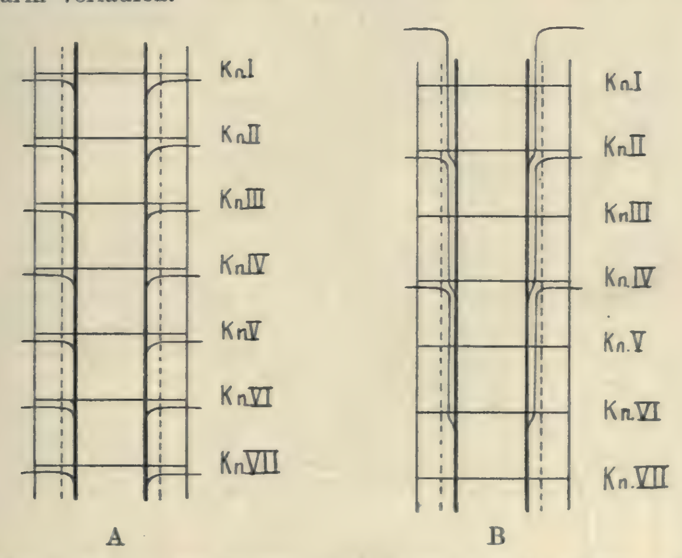


Fig. 16. A Schema eines Stengels, welcher bloß kaulinäre Gefäßbündel in seiner Stele führt. B Schema eines solchen, welcher in der Stele kaulinäre und foliäre Bündel aufzuweisen hat. In beiden Figuren deuten Kn. I — Kn. VII die Knoten an, und ist die Peripherie der Stele mittels einer gebrochenen Linie angegeben.

Diese Bündel befinden sich, wie wir sahen, nahe der Peripherie der zylindrischen Stele; sie können nun entweder der Längsachse parallel oder in Bezug auf diese mehr oder weniger schief verlaufen. In den Internodien sind sie unter sich nicht, in den Knoten vielfach durch kurze Seitenzweige miteinander verbunden. In den Knoten bilden nun einige dieser Bündel einen Seitenzweig, der früher oder später aus der Stele heraustritt und durch die Rinde verläuft, um in ein Blatt einzutreten. Verläßt dieser Seitenzweig sofort nach seiner Bildung, d. h. also in dem gleichen Knoten, in dem er entstand, die Stele, um in ein auf diesem Knoten inseriertes Blatt einzutreten, so enthält die Stele nur stammeigene oder kaulinäre Bündel, da die Blattbündel, Blattspuren, foliäre Bündel, leaf traces oder traces foliaires genannten, in die Blätter eintretenden Bündel sofort nach ihrer Entstehung die Stele verlassen.

Meistens aber tritt dieser Fall nicht ein, meistens bleibt das foliäre Bündel, die Blattspur, nach seiner Entstehung vorläufig noch innerhalb der Stele und durchläuft in ihr noch eine oder mehrere Internodien, bevor sie aus der Stele heraustritt, um in ein Blatt einzubiegen.

Im ersteren Falle verlaufen also innerhalb der Stele bloß stammeigene, im zweiten daneben auch noch foliäre Bündel. Umstehende Figuren machen dies nun wohl deutlich (Fig. 16).

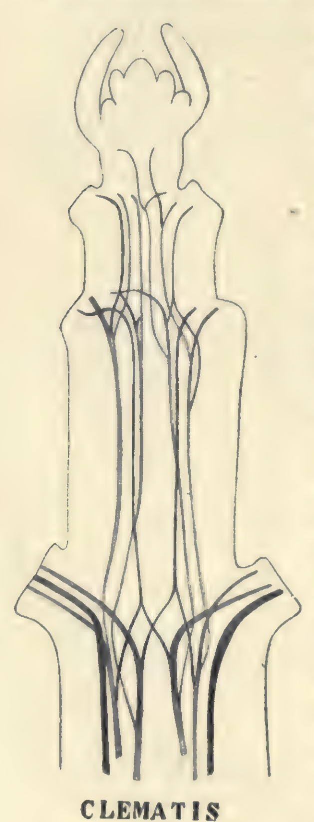


Fig. 17. Gefäßbündelverlauf bei Clematis viticella nach Nägeli.

Nehmen wir also an, es seien beide Male 4 kaulinäre Bündel vorhanden, so haben wir in ersterem Falle auf dem Querschnitt innerhalb der Stele 4 Gefäßbündel, im zweiten 8, von denen 4 kaulinär und 4 foliär sind. Beide Abzweigungsweisen der foliären Bündel können in demselben Stamme vorkommen.

Bei *Clematis viticella* z. B. erhält jedes Blatt 3 Gefäßbündel, von diesen entspringen zwei aus dem Knoten, auf welchem das betreffende Blatt inseriert ist, das dritte, mediane, aber entspringt dem darunter gelegenen Knoten und verläuft im zwischenliegenden Internodium innerhalb der Stele (Fig. 17).

In den Stammknoten hat *Clematis viticella* also 4 kaulinäre und 2 foliäre Bündel. Selbstverständlich ist es nicht leicht, genau den Punkt anzugeben, wo ein foliäres Bündel anfängt und aus dem kaulinären entspringt, resp. wenn man vom Blattbündel ausgeht, wo dieses endet und sich dem kaulinären ansetzt.

Darum hat man auch wohl andere Bezeichnungsweisen versucht und den Ausdruck kaulinäre Bündel beschränkt auf Bündel, welche nie die Stele verlassen, diejenigen Bündel aber, welche erst einige Zeit in der Stele verlaufen und dann selbst oder ein Zweig von ihnen, in ein Blatt ausbiegen, „gemeinsame" Bündel genannt.

Verwendet man diese Ausdrücke, so hat der *Clematis*-Stengel bloß gemeinsame Bündel. Aber auch in diesem Falle ist die Definition eines kaulinären Bündels nicht scharf, denn von solchen heißt es bei de Bary (1244), daß es Bündel sind, „welche immer in dem Stamme bleiben und mit diesem acropetal fortwachsen, sei es, daß sie mit den Bündeln der Blätter in keinem direkten Zusammenhang stehen, oder daß sich diese seitlich an sie ansetzen".

Werfen wir jetzt einmal schnell einen Blick auf den Gefäßbündelverlauf bei den meristelen Formen, wobei wir uns auf die wichtigsten Typen bei den Farnen beschränken wollen.

In sehr jungen Farnstengeln trifft man meistens keine Meristelie an, sie sind fast ausnahmslos monostel und zwar haplostel, erst wenn sie älter werden, verzweigt sich die Stele, um van Tieghems übrigens nicht ganz zutreffende Ausdrucksweise zu benutzen, und es tritt Meristelie ein und zwar in der Form von Haplomeristelie.

Isoliert man das Gefäßbündelsystem eines Farns des betreffenden Typus, so sieht man, daß die verschiedenen Stelen nicht in ihrer ganzen Länge unabhängig sind, sondern seitlich anastomosieren, wodurch ein Netzwerk entsteht, mit mehr oder weniger weiten Maschen (Fig. 18, 2, 3, 4, 6). Von den die Maschen bildenden Stelen treten dünnere Stelen in die Blätter ein; die kaulinären Stelen bilden demnach ein Netzwerk, an das sich die Blattstelen ansetzen. Auch hier können eine oder mehrere Stelen in jedes Blatt eintreten, z. B. eine bei *Aneimia*, 2 bei *Blechnum spicant* und *Aspidium thelypteris*, 3 oder 5 bei den meisten anderen *Aspidium*-Arten, 7 bei *Blechnum brasiliense.*

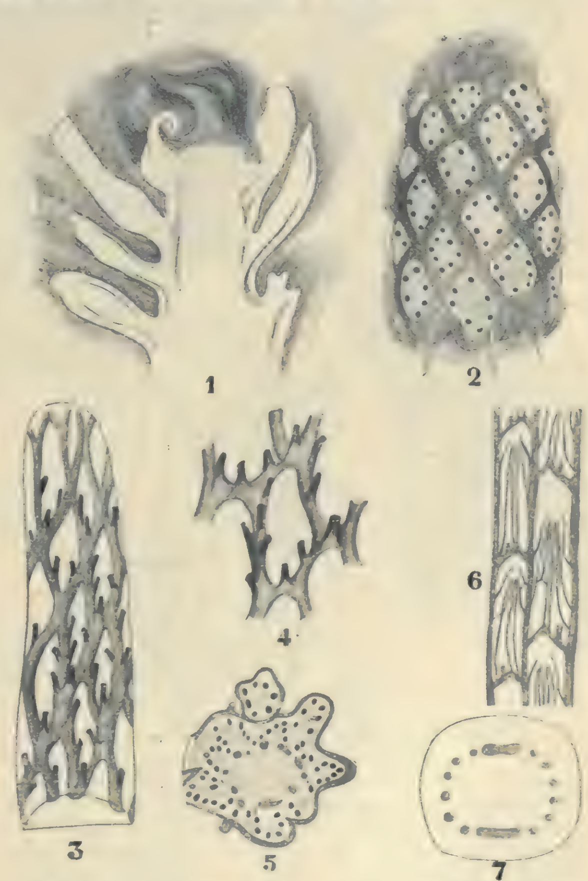


Fig. 18. 1—4 Aspidium Filix Mas nach SACHS. 1 Längsschnitt durch die Stengelspitze mit flachem Vegetationspunkte, mehrere Blattstiele zeigend, sowie links oben ein ganz junges, noch eingerolltes Blatt, die übrigen sind durch lange Schuppenhaare verdeckt. 2 Eine Stammspitze, von der die Blattstiele entfernt wurden, um die Anordnung der Blätter und die Narben der Blattstelen an der Abbruchsstelle zu zeigen. 3 Eine Stengelspitze, von der man die Rinde entfernt hat, um das Stelenetzwerk zu zeigen. 4 Eine Masche, die Abzweigung der Blattstelen zeigend. 5 Querschnitt eines Stengels mit der Blattinsertion, $^{8}/_{21}$, nach v. TIEGHEM. 6—7 Aspidium coriaceum, nach METTENIUS. 6 Stelensystem des Rhizoms, flach gelegt in der Ebene des Papieres, die mittlere Längsstele ist die dorsale, die beiden seitlichen bilden zusammen die ventrale, welche hier der Länge nach gespalten wurde. 7 Querschnitt des Rhizoms.

Die foliären Stelen verlaufen mehr oder weniger schief durch die Rinde hinauf zu den Blättern und werden also auf dem Querschnitt auch mehr oder weniger schief getroffen (Fig. 18, 5). Wenn der Stengel kriecht und zwei Reihen von Blättern trägt, dann wird das Netzwerk zu zwei Reihen von Maschen reduziert, welche durch eine dicke dorsale und eine dicke ventrale Stele getrennt sind (Fig. 18, 6, 7). In Fig. 18, 6 hat man die Stele ausbreiten können, nachdem man die ventrale Stele der Länge nach gespalten hatte, die lateralen Stelen dieser Figur stellen also je nur die Hälfte der ventralen Stele dar. Bisweilen wird

bei solchen distichen Farnen die ventrale Stele von zwei oder mehreren dünneren, unter sich vielfach anastomosierenden Stelen ersetzt, so z. B. bei *Platycerium alcicorne*. Unter Umständen sind auch die ventrale und dorsale Stele und ihre Anastomosen nicht dicker als die foliären. Das Mark wird dann von einem engmaschigen Netzwerk umgeben, in dem die foliären Stelen schwer von den kaulinären zu unterscheiden sind, z. B. bei den meisten Polypodien.

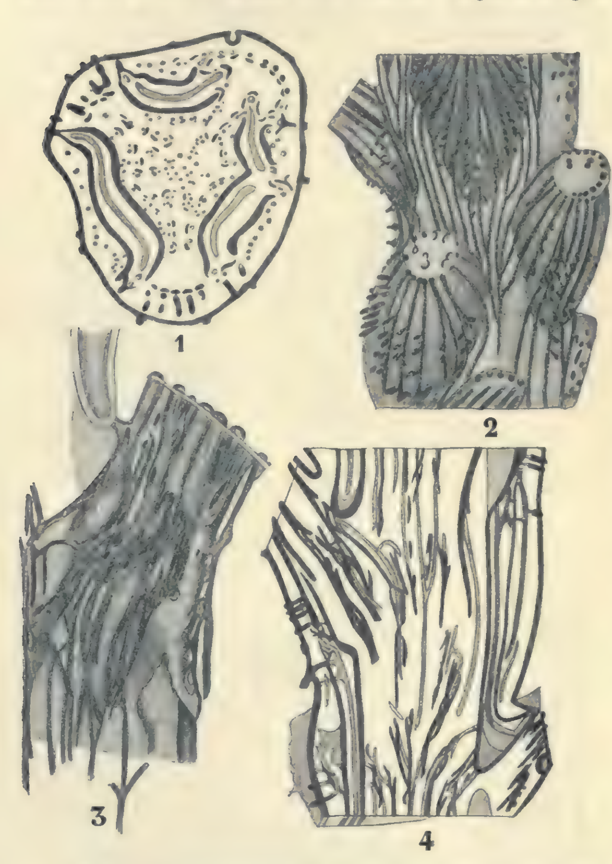


Fig. 19. Stelenverlauf in Cyathea Imrayana, nach DE BARY. 1 Querschnitt durch den lebenden Stamm. Alle ganz schwarzen Streifen und Punkte sind Sklerenchym — alle blasseren Stelenquerschnitte. 2 Stück eines lebenden Stammes mit 4 Blattstielbasen nach Abschälung der äußeren Rindenschichten, von außen gesehen. Die kurzen Stäbchen auf den Blattbasen sind Wurzelanlagen. 3 Stück eines toten Stammes, dessen sämtliche Weichteile ausgefault sind. Der Stamm der Länge nach mitten durchgeschnitten, von innen gesehen. 4 Axiler Längsschnitt durch denselben Stamm, wie Fig. 1 und 2.

Bei solchen Netzwerken können die Maschen öfters sehr eng sein, ja dies kann, nach v. TIEGHEM, so weit gehen, daß vollständige Verwachsung der Stelen stattfindet, in welchem Falle eine Gamostele entsteht, die von einer amphiphloischen Siphonostele nur dadurch sich unterscheidet, daß auch in ihrem Inneren eine Endodermis vorhanden ist. Eine solche Gamostele enthält also 2 Endodermen, 2 Phloemringe und einen zwischen letzteren gelegenen Xylemring. Dieser Fall findet sich nach v. TIEGHEM bei den meisten *Dennstaedtineen*, bei vielen *Phegopteris*-Arten, bei *Polypodium conjugatum* etc. Wir werden noch Gelegenheit finden, darauf zurückzukommen.

An jedem Knoten ist dann die Gamostele gespalten, um eine foliäre Stele austreten zu lassen, und diese Spalten vermitteln die Kommunikation zwischen Mark und Rinde. Während bei der normalen Haplomeristele nur ein Kreis von Stelen vorhanden ist, können mehrere Kreise dadurch entstehen, daß die foliären Stelen längere oder kürzere Strecken in der Rinde verlaufen, bevor sie in die Blätter eintreten. So können 2 Ringe gebildet werden (*Pteris aquilina*) oder 3 (*Saccoloma*

adianthoides) oder sogar mehrere. Bei dem dorsiventralen Stengel von *Pteris aquilina* ist wiederum eine dicke ventrale und eine dicke dorsale Stele vorhanden. Bisweilen treten anscheinend mehrere Ringe von Stelen auf, obgleich dies in der Tat nicht der Fall ist, so z. B. bei vielen Baumfarnen wie *Hemiteilia*, den meisten *Cyathea*- und *Alsophila*-Arten. Hier ist überall in Wirklichkeit nur ein Ring von Stelen vorhanden, diese entsenden aber sowohl in die Rinde wie in das Mark dünne

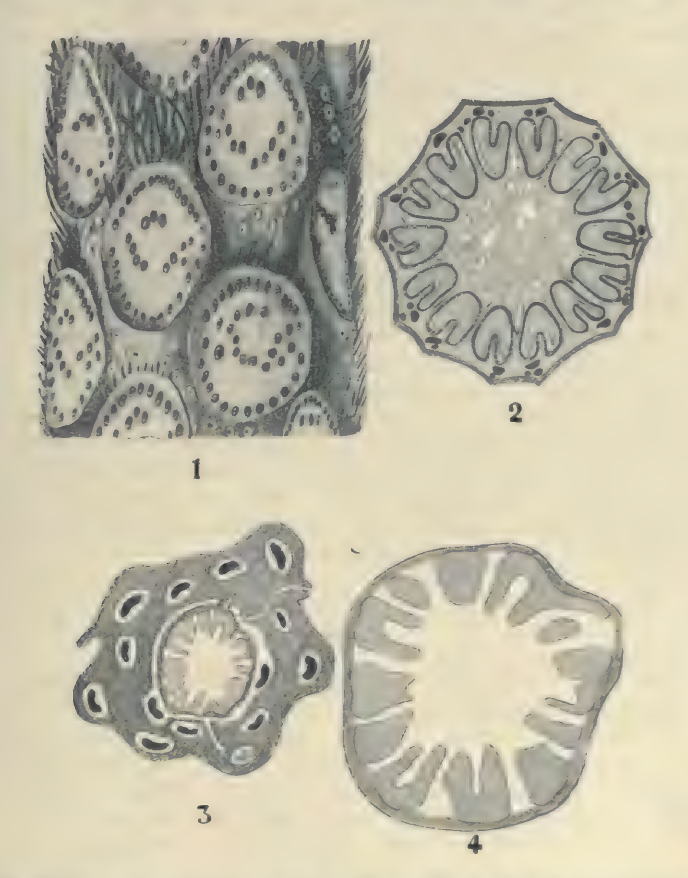


Fig. 20. Stamm einer Alsophila nach v. WETTSTEIN. 1 Oberflächenansicht, die Blattnarben, Wurzelnarben und Spreuschuppen zeigend. 2 Querschnitt, im Mark viele accessorische Bündel. 3—4 Osmunda regalis nach DE BARY. 3 Querschnitt durch einen kräftigen Stamm mit foliären Bündeln in der Rinde. 4 Die Stammstele der Fig. 3 stärker vergrößert.

Seitenzweige, sogenannte accessorische Bündel, welche sich dort zu einem feinen Netzwerk vereinigen. Uebrigens setzen sich hier die foliären Stelen in derselben Weise an die kaulinären an, wie bei der normalen Haplomeristelie.

Die foliären Bündel kann man bei diesen Baumfarnen schön sehen, wenn man die Rinde entfernt (Fig. 19, 2).

Auch die foliären Stelen anastomosieren hier, wie man deutlich sieht, wenn man ein eine Blattinsertion enthaltendes Stammstück faulen läßt

(Fig. 19, 3), während die Anastomose der accessorischen Bündel sich am besten auf durchsichtig gemachten dicken Längsschnitten demonstrieren läßt (Fig. 19, 4).

In dieser Figur sind ebenso wie auf dem Querschnitt (Fig. 19, 1) drei Blattinsertionen getroffen worden. Man sieht in Fig. 19, 1 sehr deutlich, daß die kaulinären Stelen bandförmig sind und in einem Kreise liegen; die übrigen kleinen Stelen sind sämtlich accessorische. Uebrigens können verschiedene Strukturen, wie wir auch später noch sehen werden, bei derselben Species in verschiedenen Organen vorkommen. So ist z. B. der Stamm von *Pteris aquilina* bis zur Bildung des siebenten Blattes haplostel, höher hinauf aber wird er meristel, da die Stele sich in eine ventrale und in eine dorsale spaltet, und noch später bilden diese Seitenzweige in der Rinde einen zweiten Kreis von Stelen. Hingegen sind viele *Nephrolepis*-Arten haplomeristel in den beblätterten Zweigen, während ihre blattlosen Stolonen, welche von diesen Zweigen gebildet werden, haplostel sind.

Der Stamm der *Osmunda*-Arten (Fig. 20, 3, 4) ist abweichend gebaut, er ist zunächst haplostel, erst später entsteht ein Mark und damit wird er also siphonostel, aber diese Siphonostelie weicht von der normalen dadurch ab, daß nicht ein einheitliches Xylemrohr vorhanden, sondern daß das Xylem in eine Anzahl von Strängen zerklüftet ist, während das Phloem die Gestalt eines ununterbrochenen Zylinders beibehält. Wir haben es also mit einer ektophloischen Siphonostele mit zerklüftetem Xylemzylinder zu tun. Die foliären Bündel, deren eines in jedes Blatt eintritt, sind auf dem Querschnitt in der völlig sklerifizierten Rinde sichtbar.

Nachdem wir so in großen Zügen das neue Gewebssystem, welches bei den *Pteridophyten* auftritt, das Gefäßbündelsystem, kennen gelernt haben, wollen wir uns der Frage zuwenden:

Wie wird der Farn aus seinen Vegetationspunkten aufgebaut?

Fangen wir mit dem Stamm an. Alle Farnstämme wachsen mittels einer Scheitelzelle, welche meistens die Form einer dreiseitigen Pyramide hat; nur selten ist sie nämlich, bei distich beblätterten Stämmen, zweischneidig. Im ersteren Falle hat sie, von oben betrachtet, diese △, im zweiten Falle diese () Form. Meistens ist der Vegetationspunkt sehr flach, ja sogar eingesunken, nur selten wird ein langer Vegetationskegel gebildet, welcher aber besonders klare Verhältnisse aufweist. Aus diesem Grunde wähle ich hier einen Farn, der dieses letztere Verhalten zeigt, nämlich *Ceratopteris thalictroides*, einen tropischen Morastfarn, der z. B. auf Java in den Sawahs (nassen Reisfeldern) häufig ist.

Infolge des schnellen Wachstums des Vegetationspunktes werden hier rasch hintereinander eine Anzahl von Segmenten abgeschnitten, welche, da der Vegetationspunkt eine dreiseitige Scheitelzelle besitzt, in 3 Zeilen stehen; von oben gesehen hat die Scheitelzelle mit ihren ersten Segmenten also diese Gestalt [Figur: Dreieck], von der Seite betrachtet, sind, wie Fig. 21 zeigt, nur zwei Segmentreihen sichtbar (Fig. 21, 1).

Jedes Segment (vergl. Fig. 21, 1) bildet nun alsbald eine Längswand, wodurch es in eine innere und in eine periphere Zelle geteilt wird.

Die periphere Zelle teilt sich darauf mittels einer ungefähr horizontalen Wand in eine untere und eine obere kleine Zelle. Erstere (Fig. 21, B 16, 18, 21, 19, 22) wird zum Blatte und heißt die Blattmutterzelle. Ausnahmsweise kann auch vor der Bildung der Blattmutterzelle in der peripheren Zelle eine zweite horizontale Wand gebildet werden, welche eine niedrige untere Zelle abschneidet (Fig. 21, 1, B 16).

Aus den zentral gelegenen Zellen entsteht der Körper des Farnstammes; die mit ST bezeichneten Organe sind Schuppen, welche auf dem Blattstiel gebildet werden, sogenannte Stipularschuppen.

In der Blattmutterzelle entsteht eine zweischneidige Scheitelzelle, welche links und rechts Segmente abschneidet (Fig. 21, 1, [B 14], 2). Alsbald aber tritt in der zugespitzten Scheitelzelle eine perikline Wand (Fig. 21, 3) auf, welche das spätere Randzellenwachstum einleitet. Ihr folgt nämlich eine Antikline (Fig. 22, 3), wodurch die Scheitelzelle aufgeteilt und ein Rand anscheinend gleichwertiger Zellen gebildet wird. Ganz richtig ist dies aber nicht; typisches Randwachstum findet nicht statt, indem nur die nahe der Mediane gelegenen Zellen meristematisch bleiben. Bestimmte Zellen des Blattes (in Fig. 22, 4 schraffiert) bilden sich später zu Nerven aus.

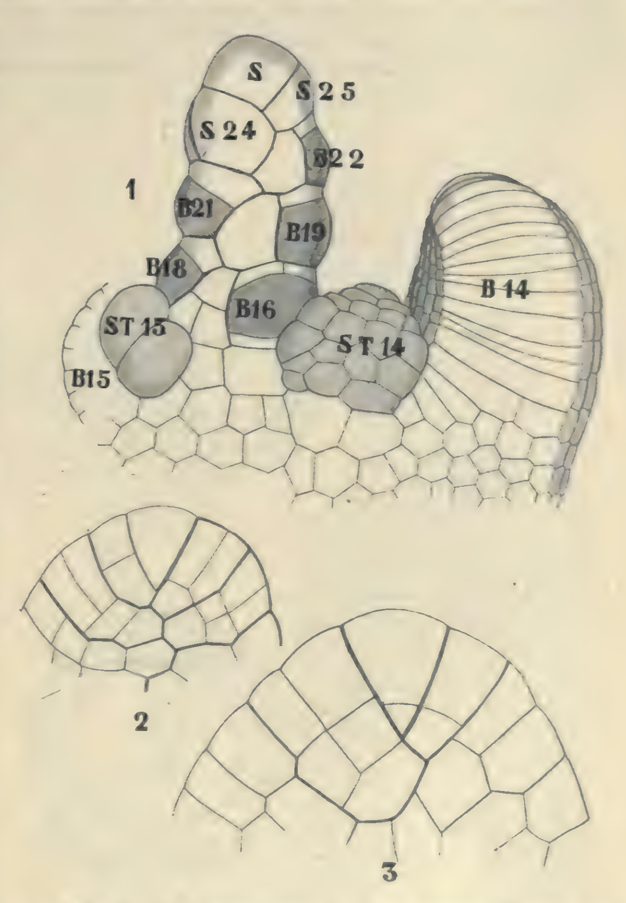


Fig. 21. 1 Vegetationskegel einer jungen Pflanze von Ceratopteris thalictroides BROGN. mit dem in Entwickelung begriffenen 14. Blatte, nach KNY. Die Segmentierungen der Stammscheitelzelle erfolgen in rechtsdrehender Spirale. S Segmente der Stammscheitelzelle; B Blatt; ST Stipularschuppen. 2—3 Osmunda regalis L., nach SADEBECK. 2 Junge Blattanlage mit Scheitelzelle. 3 Desgleichen, aber in der Scheitelzelle ist bereits eine Perikline aufgetreten, wodurch die Ueberführung in das Randzellenwachstum eingeleitet wird.

Wenden wir uns jetzt der Wurzel zu. Auch diese wächst mittels einer dreiseitigen Scheitelzelle, welche 3 Segmentreihen, auf dem Querschnitt alle sichtbar (Fig. 22, 6) abschneidet; im Längsschnitt (Fig. 22, 5) sind deren natürlich bloß 2 sichtbar.

Im Vergleich mit dem Stamme tritt aber eine Komplikation auf, indem jedesmal, nachdem 3 Segmente abgeschnitten sind, eine perikline Wand von der Scheitelzelle eine obere niedrige Zelle abschneidet, eine sogenannte Kappenzelle. Die gesamten Kappenzellen bilden ein zartes, die Wurzelspitze schützendes Organ, die sogenannte Wurzelhaube. Jede Kappenzelle wächst alsbald nach ihrer Bildung in die Breite, wodurch ihre ursprünglich sphärisch dreieckige Form kreisförmig wird. Mittels zweier senkrecht stehender Antiklinen wird sie nun in 4 und jede der letzteren wieder in 2 Zellen geteilt. So entstehen 8 Wurzelhaubenzellen,

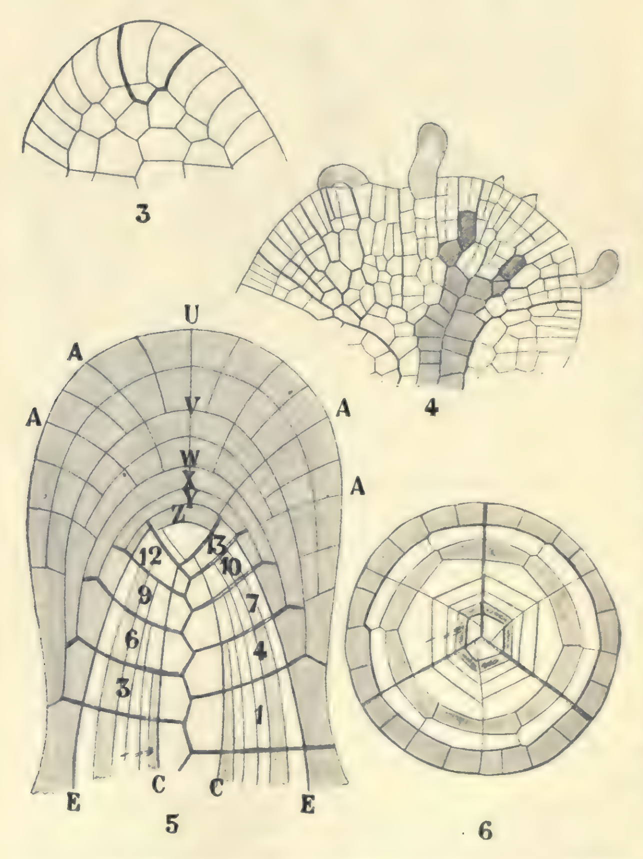


Fig. 22. **Asplenium adiantum nigrum** L., nach SADEBECK. 3 Auftreten der Antikline in der Scheitelzelle des jungen Blattes. 4 Flächenansicht eines jungen Blattes mit erster Anlage der Blattaderbildung. 5, 6 Allgemeines Schema für das Wachstum einer Wurzel mit Scheitelzelle, 5 im Längs-, 6 im Querschnitt; ersterer Schnitt trifft die Scheitelzelle, letzterer etwas unterhalb derselben; 1—13 die aufeinanderfolgenden Segmente der Scheitelzelle. Die mit U—Z bezeichneten Wände sind die Periklinen, welche die Wurzelkappen abtrennen; zwischen U und V die älteste, zwischen Y und Z die jüngste Wurzelkappen. A, A die antiklinen Teilungsrichtungen der Wurzelhaube, welche ihre Konvexitäten der gemeinsamen Wachstumsachse zukehren. 6 Querschnitt durch das untere Ende von 5. Die 3 dicken Linien sind die Hauptwände der Segmente, die Linien, welche diese Segmente halbieren, sind die Sextantenwände.

wie man dies im Querschnitt sehen kann. Später findet Wachstum in der Richtung der Längsachse der Wurzel statt, wodurch die Kappenzellen an der Spitze der Wurzelhaube höher als die übrigen werden, und öfters wird jede Schicht der Wurzelhaube mittels perikliner Wände in zwei Schichten zerlegt (Fig. 22, 5 zwischen V und U, zwischen V und W, mit den jungen Kappenzellen X, Y, Z).

Im eigentlichen Körper der Wurzel treten alsbald radiäre Wände auf, welche jedes Segment halbieren. Dadurch entstehen Sextanten (Fig. 22, 6). Darauf erscheinen in jedem Segment zwei Längswände, von denen die innere (die innere Wand in Fig. 22, 5) den Zentralcylinder, die äußere die Epidermis begrenzt. Im Zentralcylinder werden

später die Gefäßbündel gebildet. Zwischen Zentralcylinder und Epidermis liegt selbstverständlich die Rinde, deren äußere Schicht als Exodermis und deren innere als Endodermis ausgebildet wird. Fig. 22, 6 zeigt diese Verhältnisse recht deutlich. Die äußere schraffierte Schicht ist die Wurzelhaube, darauf folgen die Epidermis, dann die Exodermis, weiter nach innen drei Schichten von Rindenzellen, dann die schraffierte Endodermis und im Zentrum der Zentralcylinder. Fig. 22, 5 zeigt die entsprechenden Schichten im Längsschnitt.

Wie wir sehen, unterscheidet sich der Aufbau der Wurzel von dem des Stammes eigentlich nur durch die Anwesenheit einer Wurzelhaube und durch das Fehlen der Blätter.

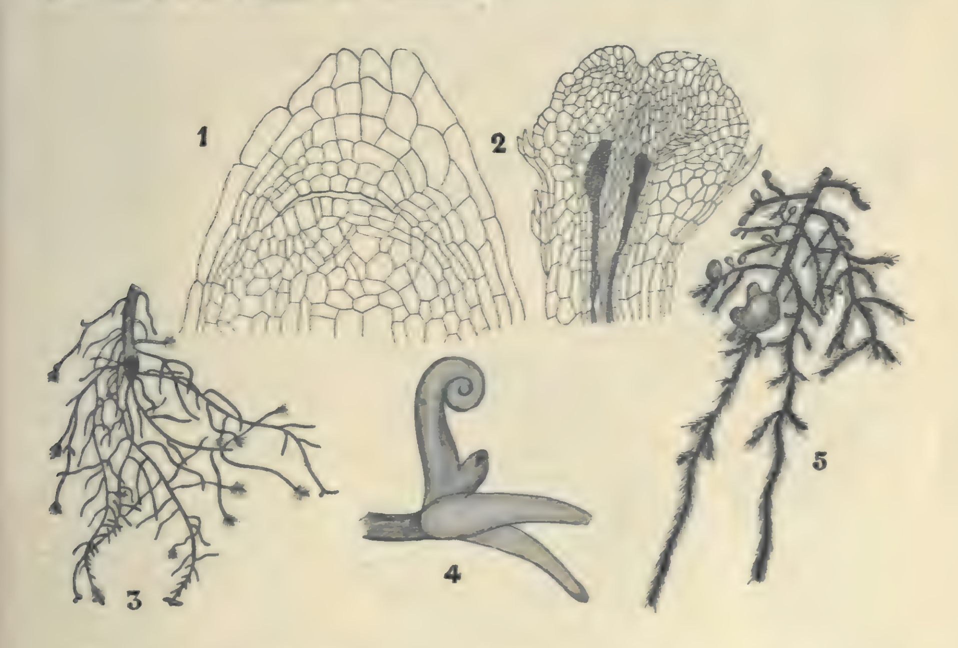


Fig. 23. Umbildung der Wurzeln in Sprosse, nach ROSTOWZEW. 1 Beginn der Umbildung einer Wurzel in einen Sproß. 2 Längsschnitt eines weiter fortgeschrittenen Stadiums, die durchbrochene Haube der ursprünglichen Wurzel noch zeigend. 3 Asplenium esculentum PR., Stück einer Wurzel, an den 3 nach unten gerichteten Spitzen junge Sprossen zeigend. 4 Junger, aus der Wurzelspitze entstandener Sproß; das junge noch eingerollte Blatt nach oben gerichtet, daneben die Stammspitze, unten die beiden ersten vom Sprosse getriebenen Wurzeln. 5 Platycerium grande, Sproßbildung an den Wurzeln.

Diese Aehnlichkeit im Aufbau veranlaßt es denn auch, daß gewisse Farne, zumal *Platycerium*-Arten und *Asplenium* (*Diplazium*) *esculentum*, ihre Wurzeln zu Stengeln umbilden können.

Dabei verwandelt sich die Wurzelspitze einfach in eine Sproßspitze, stellt die Bildung der Wurzelkappen ein, wirft die bereits vorhandenen ab oder zerreißt sie und schreitet zur Bildung von Blättern. Dabei wird die frühere Wurzelscheitelzelle, indem sie die Bildung von Kappenzellen einstellt, direkt zur Stengelscheitelzelle. In dieser Weise können also diese Farne sich ungeschlechtlich fortpflanzen, was dem *Diplazium esculentum*, welches bei uns wenigstens schlecht fruktifiziert, zu gute

kommen mag; jedoch braucht dies keineswegs zu geschehen, denn die reichlich sporenbildenden *Platyceria* bilden ebenfalls leicht ihre Wurzelspitzen in Sproßspitzen um.

Es bleiben nun noch zwei Sachen zu besprechen übrig, bevor wir sagen können, wenigstens vorläufig genügend über den vegetativen Aufbau eines Farns orientiert zu sein, nämlich: wo entstehen bei den Farnen die Wurzeln, und wie findet die Verzweigung statt?

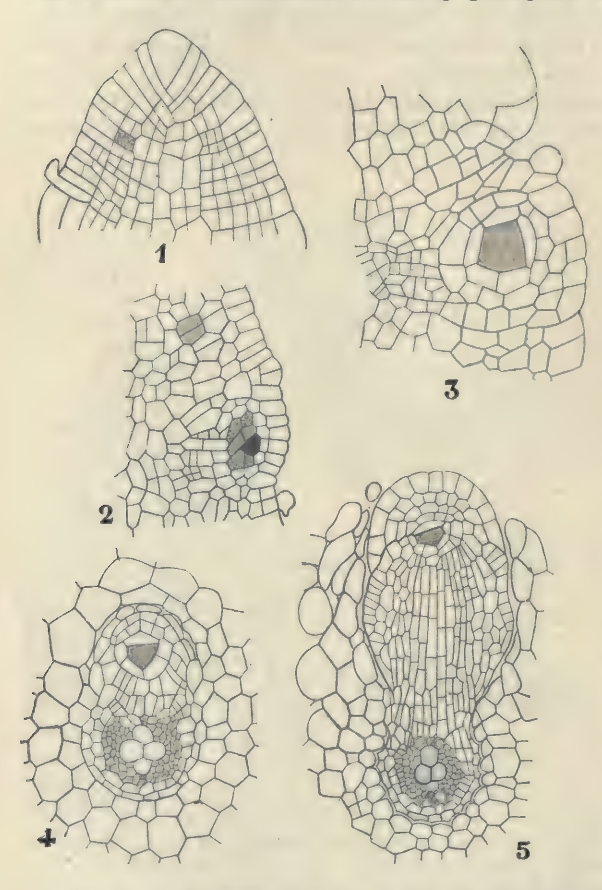


Fig. 24. 1—3 Längsschnitte durch einen Stengel (Stolon) von Nephrolepis davallioides, nach v. TIEGHEM. 1 Die Umbildung einer Endodermiszelle, eine rhizogene Zelle (schraffiert) zeigend. 2 Etwas älteres Stadium, zwei Stadien der Teilung der rhizogenen Zellen zeigend; in der unteren ist die Scheitelzelle schon gebildet. 3 Die junge Scheitelzelle in Teilung, links Anfang der Epistelenbildung. 4, 5 Transversale Schnitte durch ein Rhizom von Pteris aquilina, die Wurzelbildung zeigend, links die Bildung der Epistele; rechts durchbricht die junge Wurzel die Rinde; sämtlich nach v. TIEGHEM.

Wurzeln werden von den Farnen anhaltend während des Wachstums des Stengels gebildet. Kriecht dieser über den Boden, so befestigt er sich ohne weiteres im Boden, wächst er gerade hinauf, so wird bei manchen Baumfarnen der ganze Stamm mit einer Schicht kurzer Wurzeln bekleidet, deren Leben, je nach dem Feuchtigkeitsgrade der Atmosphäre, kürzer oder länger dauert.

Ob nun ein Farn haplostel ist oder die eigentümliche Siphonostelie einer *Osmunda* zeigt, oder meristel ist, stets entstehen die Wurzeln in der Nähe der Spitze, noch bevor die Rinde ihre definitive Dicke erreicht hat, und stets aus der Endodermis. Eine einzige Endodermiszelle (Figur 24, 1) wird zur Mutterzelle einer Wurzel und heißt dann rhizogene Zelle. Sie bildet mittels dreier, nach innen konvergierender Wände eine dreiseitige Scheitelzelle, neben 3 basilären Zellen (Fig. 24, 2). Die Scheitelzelle teilt sich nun weiter in derselben Weise wie eine Wurzelscheitelzelle und fungiert als solche, aus den Teilungen der basilären Zellen geht die sogenannte Epistele, welche die Verbindung der gebildeten Wurzelspitze mit der Stele des alten Stengels herstellt, hervor (Fig. 24, 4, 5). Infolge ihres Längen-

wachstums durchbricht die junge Wurzel die Rinde des alten Stengels (Fig. 24, 5).

Die Verzweigung der Wurzel kommt so ziemlich in derselben Weise zustande. Auch die Seitenwurzeln entstehen aus einer rhizogenen, in der Endodermis gebildeten Zelle. Diese liegen meistens den Xylemsträngen gegenüber, so daß man aus der Reihenzahl der Seitenwurzeln die Zahl der Strahlen der Aktinostele bestimmen kann. Da nun die Wurzeln der Farne meistens diarch sind, so stehen auch die Seitenwurzeln meistens in zwei Reihen.

Sehen wir jetzt einmal, wie die Verzweigung der Farne zustande kommt. Es geschieht dies mittels lateraler Knospen, welche entweder normale oder adventive sind. Bei manchen Farnen kommen überhaupt keine normalen Seitenknospen vor, so z. B. bei vielen Baumfarnen, bei *Ceratopteris* etc.

Fig. 25. Adventivknospenbildung bei Farnen. 1 Pteris aquilina, nach SACHS; achtjähriges Rhizom, das jedes Jahr ein Blatt getrieben hat, das Blatt rechts hat an seiner Basis eine Adventivknospe gebildet. 2 Asplenium decussatum, nach SACHS; Knospenbildung am Blatte. 3 Dasselbe bei Hemionitis palmata, nach v. WETTSTEIN. 4 Dasselbe am Blattstiele von Aspidium filix mas, nach SACHS. 5 Dasselbe am Blatte von Cystopteris bulbifera, rechts Keimung dieser Bulbillen; nach MATOUSCHEK.

Bei den Farnen, welche normale Seitenknospen bilden, stehen diese doch nur selten in der Achsel eines Blattes, gewöhnlich treten sie in einer gewissen Entfernung vom Blattgrunde, entweder über oder unter der Blattinsertion, hervor. Weiter kann der Stengel in der Achsel (*Hymenophyllum*) oder in einiger Entfernung (*Blechnum hastatum*, *Alsophila pruinosa*) von jedem Blatte eine Seitenknospe bilden, meistens aber bilden sich nur in der Nähe eines Teils der Blätter Seitenknospen (*Aspidium*, *Cystopteris*, *Osmunda* etc.).

Wenn Seitenknospen zu einem Zweige austreiben, kann dies den Eindruck einer Stengeldichotomie hervorrufen, nämlich wenn zwei sich

gegenüberliegende Knospen gleichzeitig austreiben und die zwischen ihnen gelegene Stengelspitze abortiert (z. B. *Phegopteris*, *Cystopteris montana* etc.).

Die Adventivknospen entstehen stets auf den Blättern, so z. B. nahe der Basis des Blattstieles bei *Pteris aquilina*, oder höher hinauf an ihm bei *Aspidium filix mas* (Fig. 25). In diesen Fällen entsteht die Adventivknospe schon sehr früh, lange bevor die Blattlamina gebildet ist und bevor Sonderung der Gewebe im Blattstiele stattgefunden hat, und zwar aus einer einzigen Epidermiszelle.

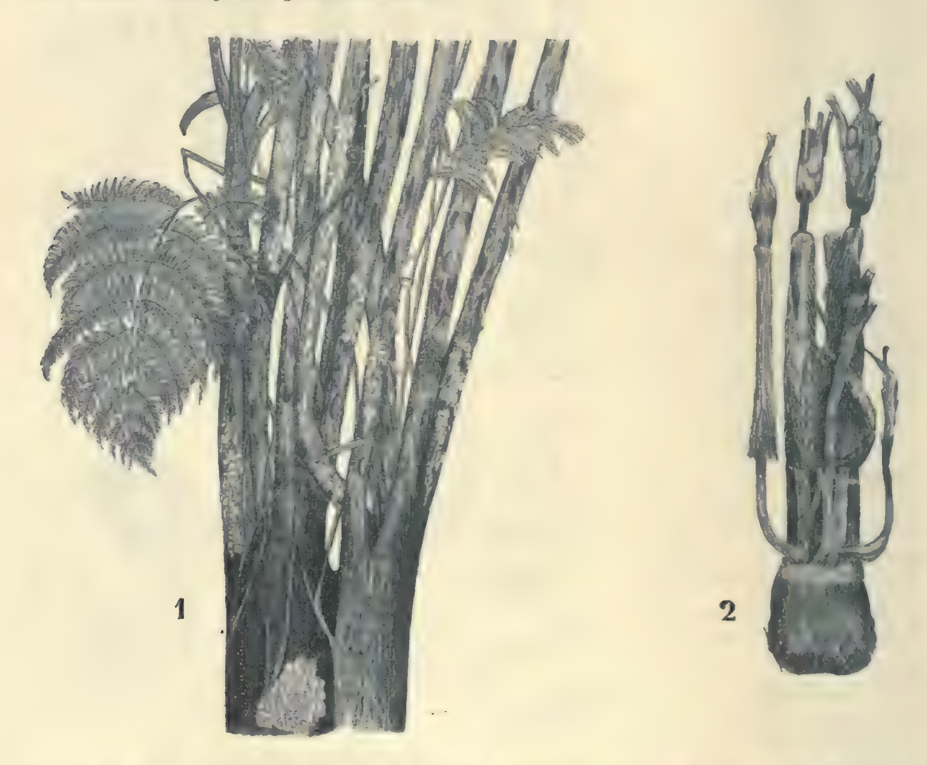


Fig. 26. Hemitelia crenulata, nach SCHOUTE. Links ein verzweigtes Exemplar von Kandang Badak; rechts ein Stamm teilweise von seiner Wurzelschicht entblößt, um die Anheftungsweise der Seitenzweige zu zeigen. Die beiden oberen Stücke, welche wegen Tranportschwierigkeiten abgeschnitten waren, auf Stöcke gesteckt.

Bei *Struthiopteris germanica* entwickeln sich diese Blattstielknospen zu sehr langen unterirdischen Stolonen, welche mit kleinen Schuppen bedeckt sind und deren Spitzen sich später über den Boden erheben und eine Blattkrone bilden. Bei *Nephrolepis tuberosa* bilden diese Stolonen an ihren Spitzen kartoffelähnliche Organe, die als Wasserspeicher fungieren und diesen Farn z. B. auf Java in den Stand setzen, an recht trockenen Stellen, wie auf Felsen und Mauern, fortzukommen.

Auch können Adventivknospen auf Blättern an Haupt- und Seitennerven entstehen, so z. B. bei *Asplenium decussatum*, *Hemionitis palmata* etc. (Fig. 25). Auch bilden manche Farne Adventivknospen an den Spitzen der Blätter, wenn diese mit dem Boden in Berührung kommen (z. B. *Wood-*

wardia radicans), auch in diesen Fällen gehen die Adventivknospen aus Epidermiszellen hervor.

Oefters fallen die Adventivknospen als sogenannte Bulbillen ab, bilden darauf Adventivwurzeln und entwickeln sich zu neuen Pflanzen, so z. B. bei *Cystopteris bulbifera* (Fig. 25).

Bei anscheinend unverzweigten Baumfarnen findet man öfters normale Seitenknospen, welche in ihrer Entwickelung gehemmt wurden. So findet man solche, wie SCHOUTE nachwies, im botanischen Garten zu Buitenzorg häufig bei *Hemitelia latebrosa* METT einige Zentimeter oberhalb der Blattstiele. Von etwa 100 solcher Knospen treibt aber kaum

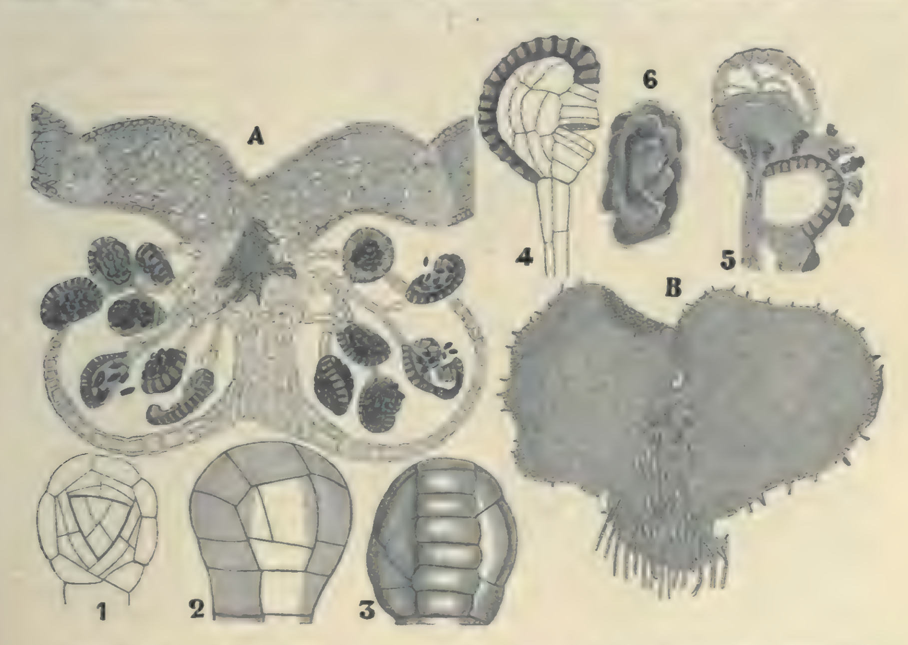


Fig. 27. Aspidium filix mas. A Querschnitt durch einen Sorus, die Sporangien, die Placenta und das Indusium zeigend, nach KNY; B Prothallium, nach WETTSTEIN. 1 Junges Sporangium von Aspidium trifoliatum, nach LUERSSEN. 2 Junges Sporangium von Nephrolepis exaltata, in der Anlegung des Ringes begriffen, nach REES. 3 Halbreifes Sporangium von Blechnum occidentale, vom Rücken gesehen, nach REES. 4 Reifes und entleertes Sporangium von Aspidium filix mas, nach LUERSSEN. 5 Aufspringen des Sporangiums von Aspidium filix mas, die Ausschleuderung der Sporen zeigend, nach DODEL-PORT, die blassen Linien oben an der Figur geben die Lage des Ringes an, bevor er sich zurückgebogen hat. 6 Reife Spore desselben Farns nach LUERSSEN.

eine zu einem mehr als wenige Zentimeter langen Zweiglein aus. Das hat seinen Grund erstens in der mangelhaften mechanischen Befestigung, hauptsächlich aber in dem Mangel an Wasserzufuhr infolge eines zu gering entwickelten Gefäßbündelsystems.

Wie man weiß, verzweigen sich Baumfarne überhaupt nur selten, eine Ausnahme wurde von MASSART beschrieben, der stark verzweigte *Hemitelia crenulata* zu Kandang Badak auf dem Gedeh auf Java antraf.

SCHOUTE, der diese Exemplare an Ort und Stelle untersuchte, konnte nachweisen, daß die Verzweigung hier in derselben Weise wie bei anderen *Hemitelien* zu stande kam, daß aber die dicke Wurzelmasse, welche diese

Stämme bekleidet, der Seitenknospe genügend Stütze verleiht, um ihr ein Austreiben zu ermöglichen (Fig. 26). Der Seitenzweig verschafft sich das nötige Wasser dadurch, daß die junge Knospe sehr früh Adventivwurzeln bildet, welche das, von der den Stamm bekleidenden Wurzelmasse festgehaltene, Wasser aufnehmen.

Nachdem wir uns nun über den vegetativen Aufbau der 2x-Generation eines Farns orientiert haben, wollen wir uns der Sporenbildung zuwenden. Wählen wir als Beispiel *Aspidium filix mas.*

Die Sporen werden in Sporangien gebildet; diese Sporangien stehen in Häufchen, in sogenannten Soris, auf kleinen Gewebewucherungen, sogenannten Placenten oder Receptaculis, welche über den Gefäßbündeln des Blattes sich an dessen Unterseite erheben. Bei *Aspidium* und vielen Farnen bildet die Placenta einen trichomartigen Auswuchs, das sogenannte Indusium, welches den Sorus schützt.

Jedes Sporangium entsteht aus einer einzigen Epidermiszelle, die sich hervorwölbt und mittels einer Querwand abtrennt; darauf entsteht noch eine Querwand in der Ausstülpung, welche diese in das eigentliche Sporangium (*Sp*) und den Stiel (*St*) teilt. Diese Wand heißt Basalwand (Fig. 28, IVB).

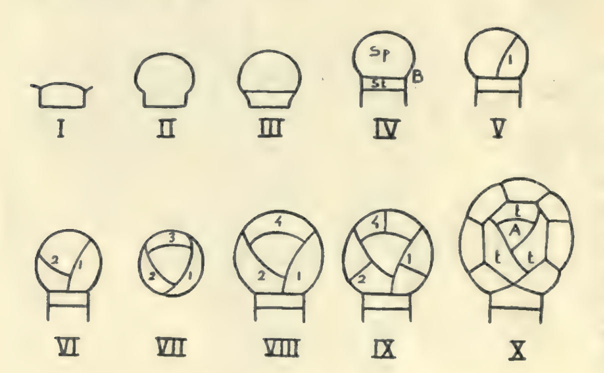


Fig. 28. Schema der Entwickelung des Sporangiums eines leptosporangiaten Farns. I Epidermiszelle, II selbige behufs Bildung eines Sporangiums vorgewölbt. III Bildung der Trennungswand. IV Bildung des eigentlichen Sporangiums und der Stielzelle, durch Auftreten einer Basalwand (B) in der oberen Zelle von Fig. 3. V—X Weitere Teilungen im Sporangium. t Tapetenzellen. A Archesporium. Fig. 27, 1—5 illustrieren die auf Fig. X folgenden Stadien der Sporangienentwickelung.

Darauf wird in dem Sporangium mittels dreier einwärts konvergierender Wände eine zentrale tetraedrische Zelle ausgeschnitten (Fig. 28, VI im Längsschnitt, Fig. 28, VII im Querschnitt), die also an ihrer Basis von 3 Wandzellen umgeben ist. Von dem oberen Teile dieser tetraedrischen Zelle wird darauf mittels einer Perikline (Fig. 28, VIII, 4) eine weitere Wandzelle abgeschnitten, so daß nun das Sporangium aus einer zentralen Zelle und aus vier Wandzellen besteht. Durch radiäre Wände wird darauf die Zahl der Wandzellen vermehrt (Fig. 28, IX, X) und so die Sporangiumwand gebildet.

In einer transversal über das Sporangium verlaufenden Zellenreihe treten mehr Teilungen in den Wandzellen auf. Dadurch entsteht ein Ring von Zellen, welcher sich etwas über die Sporangienwand erhebt (Fig. 27, 2, 3) und in dem die Innenwände der Zellen sich stark verdicken (Fig. 27, 4), während die Außenwände dünn bleiben; auch färben sich die verdickten Teile gelb oder braun. Dieser Ring heißt A n n u l u s. Nicht alle Zellen des Annulus verdicken jedoch ihre Wände, ein Teil des Ringes bleibt dünnwandig; die diesen Teil zusammensetzenden Zellen werden aber durch radiale Wände in sehr niedrige Zellen zerlegt und dieser Teil wird das S t o m u m genannt (Fig. 27, 4 rechts).

Durch Streckung des hygroskopischen Ringes (Fig. 27, 5) zerreißt später das Sporangium, und zwar befindet sich die Rißstelle im Stomum, und die Sporen werden zerstreut.

Wie entstehen nun aber diese Sporen? Dazu bildet die Zentralzelle zunächst 4 der Sporangienwand parallel verlaufende Wände, wodurch 4 Zellen (Fig. 28, Xt) gebildet werden, die also die Sporangienwand auskleiden und deswegen Tapetenzellen genannt werden. Diese Tapetenzellen teilen sich später noch mittels radiärer und tangentialer Wände (Figur 27, 1). Die nun im Zentrum übrig bleibende Zelle A (Figur 28, X) ist das Archesporium, welches sich meistens in 16 Sporenmutterzellen teilt, deren jede 4 Sporen bildet.

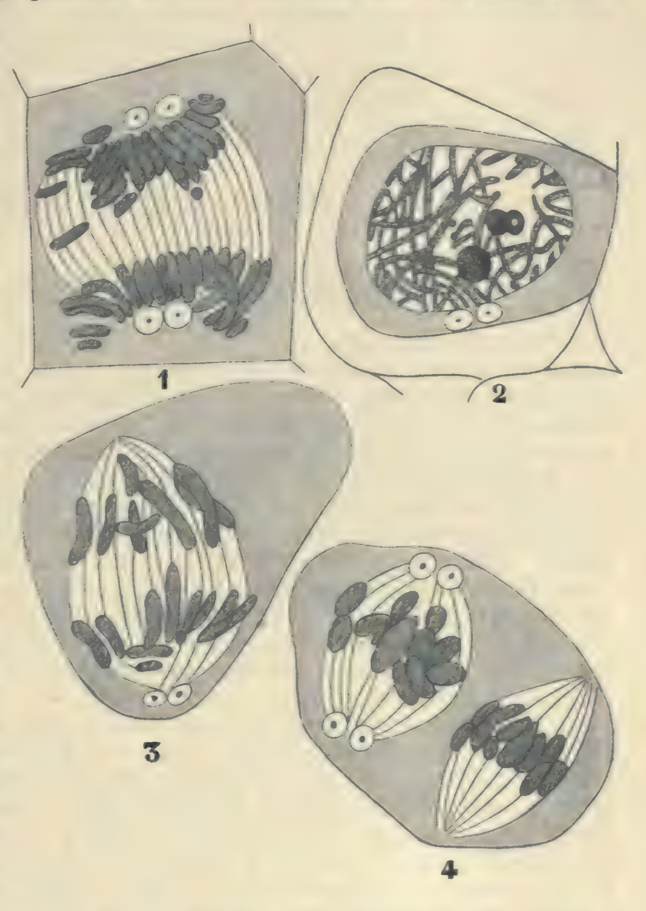


Fig. 29. Karyokinese im Sporangium vom Osmunda regalis, nach HUMPHREY. 1 Telephase des Kernes einer Tapetenzelle. 2 Knäuelstadium des Kernes einer Sporenmutterzelle. 3, 4: erste und zweite Teilung der Sporenmutterzelle zur Bildung der Sporen.

Während der Teilung der Sporenmutterzellen findet die Reduktion der Chromosomenzahl statt, wie STRASBURGER an HUMPHREYS Präparaten von *Osmunda regalis* nachwies. Die vegetativen Zellen der 2x-Generation, z. B. die Tapetenzellen, haben, aller Wahrscheinlichkeit nach wenigstens, 24 Chromosomen; der Kernfaden des Gonotokonten, hier der Sporenmutterzelle, wurde also aus 24 Chromosomen aufgebaut. Nach der Bildung des Gonotokonten tritt eine längere Ruheperiode ein, indem die Sporangien von *Osmunda* im Stadium der Sporenmutterzelle überwintern, und die erste Teilung im Frühjahr zeigt schon, daß die Reduktion eingetreten ist, denn nun besitzt die Kernspindel nur noch 12 Chromosomen (Fig. 29). Auch während der zweiten Teilung wurden 12 Chromosomen gezählt, und auch die Karyokinesen der Prothalliumzellen weisen diese Zahl auf.

Damit haben wir also die Lebensgeschichte eines Farns von der Keimung der Spore bis zur Bildung der Sporen verfolgt.

Vierte Vorlesung.

Das einfachste Moos und die einfachsten Farne.

Nachdem wir also von jeder der beiden Hauptgruppen der *Zoidogamia* einen Repräsentanten kennen gelernt haben, nämlich einen haploiden und einen diploiden, wollen wir versuchen, die Stammeltern der *Zoidogamia* ausfindig zu machen. Wir wollen also zunächst unsere Aufmerksamkeit der x-Generation zuwenden, da diese die primitivere ist.

Unsere Betrachtungen über Moos und Farn lehrten uns, daß hier die x-Generationen beträchtliche Differenzen aufweisen.

Bei den Moosen fängt ja das vegetative Stadium mit einem langen Faden, dem sogenannten Protonema, an, bei den Farnen hingegen ist jener Faden sehr kurz, ja er kann sogar so gut wie gänzlich fehlen. Bei den Moosen ist weiter das Archegoniophor hochentwickelt und bildet Blätter, bei den Farnen ist es dagegen bloß eine unbeblätterte Zellplatte, indem bei den Moosen die Moospflanze, bei den Farnen aber das Prothallium das Archegoniophor darstellt.

Diese Differenzen sind aber keineswegs zwingend, so bildet z. B. ein anderes Moos, nämlich *Sphagnum*, ein Protonema, das nicht fadenförmig, sondern plattenförmig ist, so ist bei vielen *Hepaticae* das Archegoniophor nicht beblättert und gleicht vielmehr einem Farnprothallium als einer Moospflanze, so gibt es schließlich Farne, z. B. *Trichomanes*-Arten, bei denen der vegetative Teil der x-Generation fadenförmig und hochentwickelt ist, während die Archegoniophoren recht wenig entwickelt sind.

Wir wollen darum zunächst einmal sehen, wie die Verhältnisse bei den primitivsten Moosen und Farnen liegen.

Das einfachste Moos

ist zweifellos *Buxbaumia* Haller. Die Buxbaumien sind kleine einjährige Pflänzchen, kaum mit unbewaffnetem Auge sichtbar, welche, entweder vereinzelt oder gesellig wachsend, auf nacktem Boden oder faulendem Holze, wie an grasigen Stellen vorkommen. Sie finden sich häufiger in sandigen, bergigen Gegenden als in flachen lehmigen oder auf Kalkboden. Die Kapsel braucht etwa ein Jahr bis zur Reife, welche im Mai oder Juni eintritt.

Der erste Repräsentant dieses Genus wurde von Buxbaum am Ufer der Wolga in der Nähe von Astrachan entdeckt; er beabsichtigte, sie seinem

Vater zu Ehren *Buxbaumia* zu nennen, unterließ dies aber möglicher Mißdeutung wegen und verteilte seine Pflanze in den von ihm herausgegebenen Centurien mit der Etikette: *„Muscus capillaceus aphyllus, capitulo crasso bivalvi"*. Den Namen *Buxbaumia* erhielt sie später von HALLER. Die zweite Art: *B. indusiata* BRIDEL, wurde von BRIDEL in der Schweiz entdeckt. Außer diesen Arten kennt man jetzt schon *B. Piperi* BEST aus Washington und Idaho; *B. javanica* C. MÜLL. an Bäumen auf Java und *B. tasmanica* MITT. aus Tasmanien.

Buxbaumia aphylla HALLER kommt außer in ganz Europa auch in Sibirien und im Amurgebiete, sowie in Nordamerika vor; *B. indusiata* BRIDEL findet sich außer in Mitteldeutschland in Westeuropa im Kaukasus, in Zentral-China und in Britisch Columbien. Beide Arten sind also zirkumpolar.

In unserem Lande wurde bis jetzt nur *Buxbaumia aphylla* gefunden und zwar in Hohlwegen und Baumlöchern in Tannen- und Laubholzwäldern, an Erdwällen und in Heidegruben, zumal in den Provinzen Geldern und Utrecht, nämlich bei Lochem, Velp, Renkum, Nymegen, Ubbergen, Grebbe, Driebergen, Zeist und Huis ter Heide, sonst nur bei Boekhorst in Friesland und bei St. Jansteen in Zeeland.

Buxbaumia ist diöcisch, der Aufbau der Pflänzchen ist durch GÖBEL (Die einfachste Form der Moose, Flora 1892, Ergänzungsband. S. 92) bekannt geworden. Sowohl das männliche wie das weibliche Pflänzchen besteht in vegetativem Zustande aus einem algenähnlichen Protonema, welches sich von einem gewöhnlichen Moos-Protonema nur durch die schiefen Wände im Chloronema (Fig. 30, 1, 8, 18) und durch das Vorkommen seitlicher Verbindungen — an die Schnallenfusionen vieler Pilze erinnernd — unterscheidet. Bei den männlichen Pflänzchen wird nun, im Gegensatz zu den übrigen Moosen, kein Archegoniophor gebildet, also keine Moospflanze, sondern das Antheridium sitzt direkt dem Protonema auf und wird bloß von einem verbreiterten, chlorophyllfreien, blattartigen, bräunlichen Protonemazweig umhüllt (Fig. 30, 6, 18, 19).

Beim einfachsten Moose, das wir kennen, bei der männlichen *Buxbaumia*, fehlt also die „Moospflanze", indem das Pflänzchen bloß aus einem algenähnlichen Faden besteht, dem das Antheridium direkt aufsitzt. Das Antheridium unterscheidet sich von dem anderer Moose dadurch, daß es Ei- oder fast Kugelform besitzt und langgestielt ist. Hierin stimmt es mit dem Antheridium von *Sphagnum* und dem vieler Lebermoose überein.

Der Antheridienstiel krümmt sich der Biegung der Hülle entsprechend (Fig. 30, 6), das Antheridium öffnet sich an seinem Scheitel.

Die Entwickelungsgeschichte lehrt folgendes: Die zum Studium erforderlichen Stadien erhielt GÖBEL durch Aussaat der Sporen auf ausgekochtem Waldboden, welcher der Stelle, an der die *Buxbaumien* wachsen, entnommen wurde. Sie wurden Ende Mai ausgesät; die Protonemata bildeten Mitte August sowohl weibliche wie männliche Geschlechtsorgane.

Die jungen männlichen Protonemazweige sind an der großen Breite und Kürze ihrer Zellen kenntlich (Fig. 30, 2, 3). In ihrer Scheitelzelle tritt zunächst eine mehr oder weniger schiefe Wand auf (Fig. 30, 2, 3), die dadurch abgeschnittene Scheitelzelle wird zum Antheridium; darauf teilt sich die untere Zelle mittels einer der ersten senkrecht aufgesetzten Wand (Fig. 30, 2, 3), und die obere der beiden so gebildeten Zellen (die Zelle b in Fig. 30, 3) wird die Initialzelle der Hülle. Das Antheri-

dienprimordium hingegen entwickelt sich zu einem Faden, in dessen Endzelle alsbald durch konvergierende Wände eine zweischneidige Scheitelzelle gebildet wird (Fig. 30, 5). Aus ihr entwickelt sich das Antheridium in üblicher Weise weiter. Zunächst steht es aufrecht (Fig. 30, 8, 9); erst später krümmt es sich (Fig. 30, 6).

Der Stiel bildet sich in anderer Weise als bei den gewöhnlichen Moosen; er geht hier nicht, wie dort, aus den Segmenten der Scheitelzelle hervor, ist aber schon angelegt, wenn im Antheridienprimordium die Scheitelzelle entsteht. Bei *Andreaea* entsteht eine Stielzelle, welche, falls sie sich weiter teilte, zur Bildung eines Stieles wie bei *Buxbaumia* führen würde, und bei *Ephemeropsis,* einem javanischen Moose, ist in

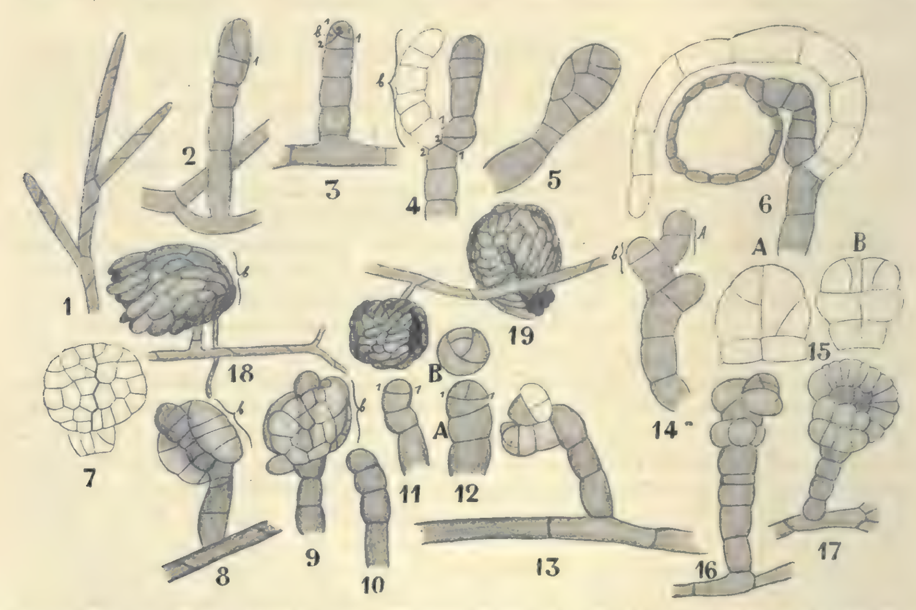


Fig. 30. Buxbaumia (nach GÖBEL). Fig. 7, 8, 15, 18, 19 B. indusiata; die übrigen B. aphylla. 1 Steriles Protonema. 2 Männlicher Seitenzweig, in dessen Endzelle die schiefe Wand 1—1 aufgetreten ist. 3 Weiteres Stadium, die Scheitelzelle nach innen von 1—1 begrenzt, wird zur Antheridienanlage, die Zelle b zur Hüllblattanlage. 4 Längsschnitt durch einen älteren männlichen Zweig, b das Hüllblatt. 5 Längsschnitt durch ein Antheridium mittleren Alters, die Scheitelzelle zeigend. 6 Längsschnitt durch ein erwachsenes Antheridium, die Krümmung des Stieles zeigend. 7 Flächenansicht einer Blattanlage. 8—9 Entwickelung der Antheridienhüllen. 10—12 Erste Entwickelungsstadien eines weiblichen Astes. 13, 16, 17 Anlage der Blätter an der weiblichen Pflanze. 14 Junge Antheridienanlage, Antheridienprimordium A und Blattprimordium b, je zweizellig. 15 Blattanlage von der Fläche gesehen, A von einer weiblichen, B von einer männlichen Pflanze. 18, 19 ♂ Pflanzen, die Hüllen der Antheridien zeigend.

der Tat ein derartiger Stiel wie bei *Buxbaumia* bekannt. Im Hüllblattprimordium entstehen Quer- und radiale Wände (Fig. 30, 4, 8, 9), wodurch ein blattartiges Organ entsteht, welches jedoch vom Anfang an farblos ist und das Antheridium umhüllt. Erst später werden die Wände braun (Fig. 30, 18, 19). Unter bestimmten Bedingungen können die Zellen dieser Hülle zu Rhizoiden auswachsen (Fig. 30, 18).

Die Struktur dieser „Protonemablätter" ist sehr verschieden von der der gewöhnlichen Moosblätter. Während bei den übrigen Moosen die

Blätter mittels einer Scheitelzelle wachsen, geschieht dies bei *Buxbaumia* weder im männlichen noch im weiblichen Geschlecht. Junge Blätter (Fig. 30, 15) zeigen, daß das Blattprimordium zunächst mittels einer Längswand in zwei Hälften geteilt wird und daß darauf das Blatt durch ein System nach der Blattspitze hin divergierender Antiklinen aufgebaut wird (Fig. 30, 7).

Von dem Blattbau der Moose weicht diese Struktur sehr ab; sie erinnert mehr an den der akrogynen Lebermoose, indem auch bei diesen das Blattprimordium mittels einer Längswand in zwei Hälften zerlegt wird.

Das Blatt der männlichen Pflanzen erfüllt wohl keine andere Rolle als die eines Wasser kapillär festhaltenden Organs. Wenn die Antheridien aufgesprungen sind, ist auch das Leben der ♂ Pflänzchen beendet.

Das Blatt der ♂ *Buxbaumien* ist offenbar bloß ein verbreiterter Protonemazweig, und so ist denn das einfachste Moos ein algenähnliches Pflänzchen, welches — wohl infolge des Ueberganges vom Wasser- zum Landleben — seine Antheridienzweige mittels verbreiterter, blattähnlicher Seitenzweige gegen Austrocknen schützt.

Die weiblichen Pflanzen beginnen ihre Entwickelung in derselben Weise wie die männlichen; auch bei ihnen entsteht zunächst ein Protonema, von dem gewisse Seitenzweige sich zu Geschlechtsorganen entwickeln. Auch hier treten in der Scheitelzelle des Seitenzweiges so ziemlich dieselben Wände (Fig. 30, 9—11) wie bei den männlichen Pflanzen (Fig. 30, 2—3) auf, aber nach dem Erscheinen der Wand 1—1 wird die Endzelle nicht ein einfaches Archegonienprimordium, sondern es entsteht eine Scheitelzelle, welche ein — wenn auch sehr kurzes — Archegoniophor, ein kleines Moosstämmchen bildet.

Es (Fig. 30, 13—17, Fig. 31, 1, 2) wächst wie jedes andere Moosstämmchen mittels einer Scheitelzelle und bildet eine gewisse Anzahl von Blättern, welche jedoch ebensowenig wie die Hüllblätter der Antheridien Chlorophyll besitzen, sondern anfangs weiß sind und später bräunlich werden.

Die ganze Ernährung des weiblichen Pflänzchens muß, ebenso wie die des männlichen, vom Protonema besorgt werden, und dies hat die irrige Ansicht hervorgerufen, daß *Buxbaumia* ein Saprophyt sei. HABERLANDT war der erste, der nachwies, daß das *Buxbaumia*-Protonema sehr gut imstande ist, den Embryo der 2x-Generation so lange zu ernähren, bis dieser, der ja grün ist, seine eigene Nahrung bereiten kann. Jedes Stämmchen bildet nur ein einziges Archegonium (Fig. 31, 1, 2).

Das *Buxbaumia*-Stämmchen hat also noch keine selbständige Existenz, da es zu gleicher Zeit mit dem von ihm gebildeten Sporogon abstirbt; es ist im späteren Alter bloß eine knollige Hülle, welche den Sporogonfuß umgibt (Fig. 31, 4) und durch Rhizoide, welche aus seiner Oberfläche sowie aus dem Rand der älteren Blätter hervorsprossen, im Boden befestigt ist. Dadurch ist es imstande, dem Sporogon das nötige Wasser mit den darin gelösten anorganischen Substanzen zuzuführen.

Auch unter den Lebermoosen sind, wie hier kurz erwähnt und später eingehender besprochen werden mag, Arten bekannt, welche kaum das Protonemastadium überschreiten, indem sie ihre Geschlechtsorgane auf primitiven, hier allerdings grüne Blättchen bildenden Gametophoren ausbilden, so z. B. die *Protocephalozia ephemeroides* aus Südamerika (Fig. 31, II, 6—8).

Summa summarum dürfen wir also meiner Ansicht nach wohl schließen, daß die haploiden *Zoidogamia* ihre Geschlechtsorgane ursprünglich direkt auf dem Protonema bildeten.

Und ich glaube, daß wir kaum fehlgehen werden, wenn wir annehmen, daß sie aus Algen hervorgegangen sind, welche durch Abnahme des Wasserstandes aufs Trockene gerieten, einen Teil ihrer Zweige behufs Wasseraufnahme in den Boden trieben und zu Rhizoiden ausbildeten, und ihre Geschlechtsorgane mittels verbreiterter Protonemazweige gegen Austrocknen schützten. In der Endzelle der Seitenzweige, welche bei diesen primitivsten zoidogamen *Archegoniaten* die Geschlechtsorgane

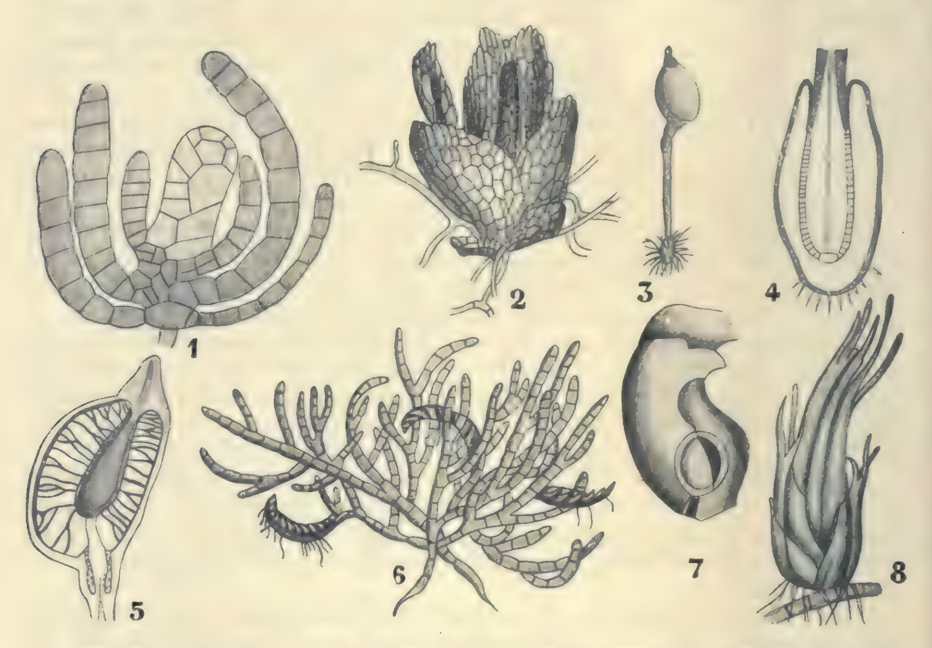


Fig. 31. I Buxbaumia. 1, 2 Erwachsene weibliche Pflänzchen mit je einem Archegon. 1 Im Längsschnitt. 2 Außenansicht (nach GÖBEL). 3—5 Drei junge, noch grüne 2x-Generationen (nach HABERLANDT). 3 Habitus. 4 Längsschnitt des Fußes vom Reste des Archegoniophors kragenartig umgeben. 5 Längsschnitt durch die Kapsel, das reichlich entwickelte fadenförmige Assimilationsgewebe zeigend. II Protocephalozia ephemeroides (SPR.) SCHIFFN. nach SPRUCE. 6 Männliche Pflanze mit drei beblätterten Antheridiophoren. 7 Antheridium mit Hüllblatt. 8 Archegoniophor.

trugen, entstand infolge eines unbekannten Einflusses eine schiefe Wand, der sich eine zweite ansetzte. Dadurch wurde eine Scheitelzelle gebildet, die einem körperlichen Gametophor, dem Moos- oder Lebermoospflänzchen, den Ursprung gab. Die Entstehung dieser schiefen Wände in einer gewöhnlichen Endzelle war offenbar ein Wendepunkt in der Entwickelung des Pflanzenreiches, indem dadurch eine Segmente abschneidende Scheitelzelle entstand, die einen Pflanzenkörper, wie wir es bei den *Archegoniaten* kennen, bilden konnte. Es wäre also von größter Wichtigkeit zu versuchen, ob sich bei einer Alge die Entstehung schiefer Wände in der Endzelle nicht experimentell hervorrufen ließe.

Läßt sich nun ein solcher Ursprung, wie wir für die haploiden *Zoidogamia* annehmen, auch für die diploiden denken? Betrachten wir einmal die

Niedrigsten Farne.

Dazu wenden wir uns der Gruppe der *Hymenophyllaceen* zu, welche im allgemeinen aus kleinen moosähnlichen Pflänzchen mit bloß eine Zellschicht dicken Blättern ohne Spaltöffnungen bestehen.

Diese Pflänzchen sind Bewohner des regenreichen Tropenwaldes, wo sie zumal an den unteren Teilen der Baumstämme oder in sehr feuchten Felsspalten vorkommen, indem sie hier außer über Regen, über



Fig. 32. Trichomanes. I T. tenerum. 1 Sorus in Außenansicht, das becherförmige zweilappige Indusium und die stark verlängerte Placenta zeigend. 4 Stück eines Längsschnittes durch das Receptaculum mit zwei Sporangien, an denen oben und unten der Annulus sichtbar ist. 5 Sporangium von der Seite gesehen. II T. rigidum. 3 Habitusbild eines erwachsenen Blattes. 2 Teil desselben, die hervorragenden Placentaspitzen zeigend. 8 Junge Pflanze mit fadenförmiger x-Generation. 6 Stück einer x-Generation mit zwei Archegoniophoren, das obere mit 3, das untere mit 1 Archegonanlage. 7 Stück einer x-Generation mit Antheridien, welche dem Faden direkt aufsitzen. Fig. 2, 3 Original, alle übrigen nach GÖBEL.

das von den Bäumen herabfallende oder das von einer kleinen Kaskade zerstäubte Wasser verfügen können. Mit wenigen Ausnahmen können sie also nur dort fortkommen, wo ein sehr hoher Feuchtigkeitsgehalt der Luft während des größten Teiles des Jahres herrscht.

Die Indusien dieser Farne sind röhrenförmig oder kegelförmig, und das sehr stark verlängerte Receptaculum ist entweder von unten bis oben mit Sporangien besetzt (Fig. 32, 1), oder aber es kommen bloß am unteren Ende Sporangien vor, und die kahle Spitze des Receptaculums ragt über den Sorus hervor (Fig. 32, 2). Die Form des Laubes kann

sehr verschieden sein, alle Uebergänge von ganzrandigen bis zu stark zerschlitzten, von einfachen bis zu zusammengesetzten Blättern kommen vor.

Gräbt man von einem Vertreter der hierher gehörigen Gattung *Trichomanes* ein ganz junges Pflänzchen aus, so kann man, wenn man viel Glück hat, sehen, daß dieses nicht einem Farnprothallium von üblicher Form aufsitzt, sondern einem Gebilde, das in jeder Hinsicht einem Moosprotonema gleicht (Fig. 32, 8).

Nähere Untersuchung lehrte denn auch BOWER und GÖBEL, daß das vegetative Stadium der x-Generation von *Trichomanes* aus einem verzweigten Zellenfaden besteht und vollkommen mit dem Protonema eines Mooses übereinstimmt. So wie bei den Moosen bilden die x-Generationen gewisser Arten unterirdische farblose Rhizoide, welche von den grünen Zweigen bloß durch das Fehlen von Chlorophyll verschieden sind. Die x-Generationen von *Trichomanes* sind monöcisch; die Zweige, welche die Antheridien bilden (Fig. 32, 7), tragen sie unmittelbar; diejenigen, welche die Archegonien tragen (Fig. 32, 6), bilden zunächst kleine, durchaus blattlose Archegoniophore.

Die x-Generation von *Trichomanes* ist also noch primitiver als die von *Buxbaumia*, denn es fehlen ihr sogar die Hüllen der Geschlechtsorgane. Es ist also klar, daß wir auch die Ahnen der diploiden Archegoniaten unter Algen suchen müssen, welche angefangen haben, das Land zu bewohnen.

Wir haben demnach meiner Ansicht nach allen Grund anzunehmen, daß sowohl die haploiden wie die diploiden Archegoniaten aus Algen hervorgegangen sind.

Es fragt sich nun aus welchen?

Einer derjenigen, welcher dieser Frage näher getreten ist, ist DAVIS, der 1903 in den Annals of Botany einen Artikel publizierte über „The Origin of the Archegonium".

Er beginnt seinen Aufsatz damit, daß er die Schwierigkeit der Ableitung der Archegonien von Geschlechtsorganen von Algen betont, indem er darauf hinweist, daß die Archegonien multicellulär, die ♀ Geschlechtsorgane derjenigen Algengruppe, welcher wir uns unwillkürlich zuwenden, der Gruppe der *Chlorophyceen*, aber unicellulär sind. So stellt er sich denn zunächst die Frage: welche Algen haben multicelluläre weibliche Geschlechtsorgane, und antwortet: die *Phaeophyceen* in ihren plurilokulären Gametangien.

Wir haben nun früher gesehen, daß bei gewissen *Ectocarpus*-Arten, wie *E. secundus* und *E. virescens*, zwei Arten von plurilokulären Gametangien vorkommen, nämlich Mikro- und Makrogametangien. Von diesen geht DAVIS bei seinem Versuche der Ableitung des Archegoniums aus.

Nach DAVIS' Meinung ist es nun wahrscheinlich, daß eine Pflanze mit Gametangien wie *Ectocarpus virescens* beim Uebergang zum Landleben durch den Reiz der Luft zur Sterilisierung ihrer peripher gelegenen Gametenmutterzellen schreiten und so eine schützende Hülle bilden würde.

Es würde dann ein Zustand wie der der Fig. 33, 3 und 4 entstanden sein.

Man kann sich dann sehr gut vorstellen, daß infolge der besseren Lage, hinsichtlich des Nahrungsbezuges aus dem Tragaste, die untere Gamete im Makrogametangium bevorzugt wurde und sich zum Ei entwickelte, wodurch der in Fig. 33, 5 abgebildete Zustand entstehen mußte.

Eine Reduktion der übrigen Gametenmutterzellen zu einer einzigen axilen Zellreihe würde schon ein Archegonium mit Halskanalzellen und mit einer Eizelle (Fig. 33, 7) ergeben.

Dieser Auffassung nach würden also Halskanalzellen und Eizelle des Archegons homologe Gebilde sein. Dies ist wohl richtig, da beide Zellenarten der x-Generation angehören und vereinzelte Fälle bekannt sind, in denen nicht eine, sondern zwei Eizellen vorkommen (Fig. 33, 10), indem sich die beiden unteren Zellen des Archegoninhaltes zu Eizellen entwickelten, ein Fall, den man auf Grund der DAVISschen Hypothese erwarten konnte.

Auch sind (Fig. 33, 9, 12) abnorme Archegonien bekannt, bei denen in einer oder mehreren Halskanalzellen eine Längswand auftritt, welche man als Reste einer ehemaligen doppelten Reihe von Halskanalzellen

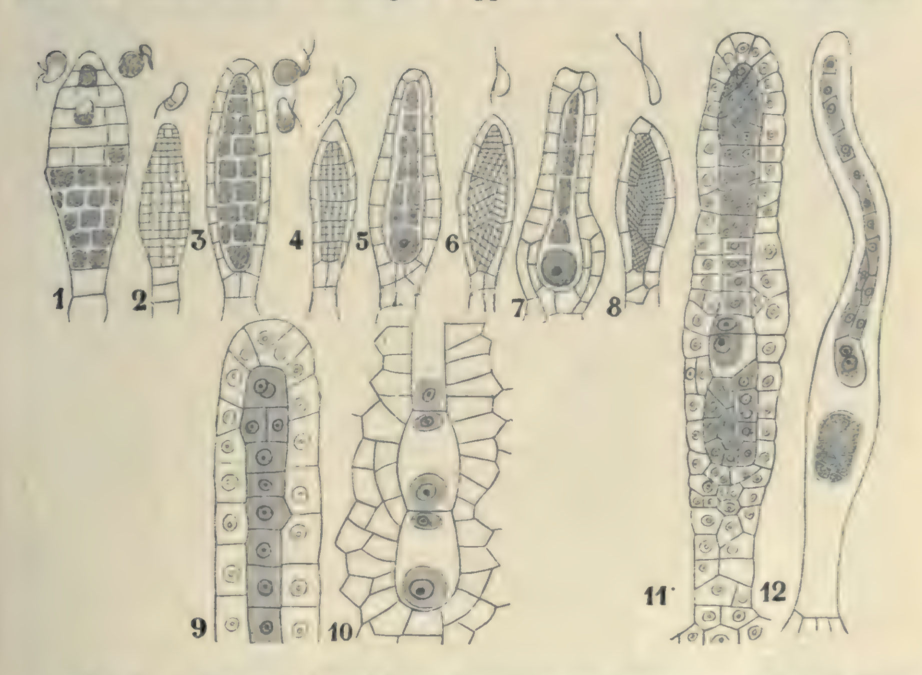


Fig. 33. I Diagramm der möglichen Entstehung von Archegonium und Antheridium aus plurilokulären Gametangien, nach DAVIS. 1 Makro-, 2 mikroplurilokuläres Gametangium von einer Art wie Ectocarpus virescens. 3, 4 Plurilokuläre Gametangien einer hypothetischen Alge, welche zum Landleben übergegangen ist. Sowohl im Makrogametangium (3), wie im Mikrogametangium (4) ist die äußere Schicht von Gametenmutterzellen steril und zu einer schützenden Hülle geworden. Die Gameten sind zwar geschlechtlich differenziert, beide Geschlechter aber noch beweglich. 5, 6 Weitere Ausbildung einer hypothetischen Zwischenform, Eibildung ist aufgetreten. Im weiblichen Geschlechtsorgane ist die Sterilisation so weit fortgeschritten, daß nur ein oder einige wenige Gameten an der Basis des Gametangiums reifen. 7, 8 Einfache Typen von Archegonien und Antheridien. II Anormale Geschlechtsorgane von Mnium cuspidatum nach HOLFERTY. 9 Junges Archegonium, den Anfang von zwei axilen Reihen in der Nähe der Spitze zeigend. 10 Teil eines Archegoniums, nach COKER, mit zwei Eiern und zwei Bauchkanalzellen. 11 Ein zweigeschlechtliches Organ; das Ei mit seiner Bauchkanalzelle und die darüber liegenden Halskanalzellen, sowie die Teilungen in der Wand, welche die Anlage eines doppelschichtigen Bauches bezwecken und die Scheitelzelle sind Archegoniummerkmale, die schiefen und unregelmäßigen Teilungen in den Halskanalzellen, sowie die spermatogene Masse unter dem Ei sind Antheridiummerkmale. 12 Ein modifiziertes Archegonium mit Anlage von zwei Reihen von Halskanalzellen, und eine Masse von spermatogenen Zellen im Stiel.

auffassen könnte, wie diese in der hypothetischen Fig. 33, 5 von DAVIS gedacht wurde. Als einen Hinweis auf die Homologie von Archegonien und Antheridien mögen weiter Fälle wie die in Fig. 33, 11, 12 abgebildeten gelten, welche Organen entnommen sind, die zum Teil Archegonium, zum Teil Antheridien sind. Bessere Beweise dafür erbringt freilich, wie wir später sehen werden, GÖBEL.

Gegen DAVIS' Hypothese ist aber einzuwenden, daß offenbar Bauch- und Halskanalzellen nicht so ganz gleiche Dinge sind, wie seine Hypothese verlangt. Dies geht daraus hervor, daß auch, wenn zwei Eier in einem Archegon gebildet werden (Fig. 33, 10), dennoch ein jedes seine Bauchkanalzelle bildet.

Aber wenn auch a priori nicht gar zu viel gegen DAVIS' Hypothese anzuführen ist, so scheint mir doch die ganze Auffassung ziemlich gesucht, denn wie DAVIS mit Recht bemerkt, ist es doch wohl eine etwas starke Zumutung an unsere Phantasie, die haploiden *Archegoniaten* direkt von den *Phaeophyceen* abzuleiten[1]), und man müßte sich also eine ausgestorbene grüne Algengruppe mit plurilokulären Gametangien als Ahnen der *Archegoniaten* denken.

Bevor wir dies aber tun, wollen wir doch einmal sehen, ob man sich das Archegon nicht auf anderem Wege entstanden denken kann. Vielfach hat man ja den Versuch gemacht, die *Archegoniaten* an die *Characeen* anzuschließen. Bei der Bildung des *Characeen*-Archegons werden 3 von ALEX. BRAUN Wendungszellen genannte Zellen gebildet.

Das Schema, welches BRAUN für die Bildung dieser Wendungszellen gab, ist hier (Fig. 34, 1) nach GÖTZ reproduziert. Man sieht daraus, daß in der Oogonmutterzelle zunächst eine horizontale Wand gebildet wird, der sich eine vertikale ansetzt, und daß schließlich wieder mittels einer horizontalen Wand eine niedrige Zelle abgeschnitten wird. Daß diese 3 Wendungszellen später an der Basis der Eizelle liegen, wie Fig. 34, 2 zeigt, hat seinen Grund in dem Umstand, daß die Eizelle E an den Wendungszellen vorbei wächst. Die Richtigkeit dieser Schemata versucht GÖTZ nun an der Hand seiner Präparate zu beweisen. Fig. 33, 3, 4 zeigen die Bildung der ersten horizontalen, Fig. 5 die der zweiten vertikalen, und Fig. 7 die der dritten horizontalen Wand, während Fig. 8 und 9 den Zustand nach dem Auswachsen der Zelle E darstellen.

HOFMEISTER war der erste, der die Eiknospe der *Characeen* mit dem Archegonium der *Zoidogamia* verglich. Dazu homologisiert er die Röhren, welche das *Chara*-Oogon umhüllen, mit der Archegoniumwand. Mit Recht weist aber schon ALEX. BRAUN darauf hin, daß diese Meinung unrichtig ist, weil das *Chara*-Oogon zunächst nackt ist und erst sekundär eingehüllt wird, während die Eizelle des Archegons von Anfang an im Innern dieses Organs liegt.

SACHS faßt die Wendungszellen als die Reste einer Trichogyne auf und vereint die *Characeen* mit den *Coleochaeten*, deren langen Oogonhals er ebenfalls als Trichogyne ansieht, und mit den *Florideen* zu seiner Gruppe der *Carposporeen*. ALEX. BRAUN und DE BARY hingegen sehen die *Characeen* als eine gesonderte Gruppe an, welche einerseits durch das Fehlen eines ausgesprochenen Generationswechsels an die Algen

1) In einem soeben vom Autor freundlichst übersendeten Sonderabdruck wird jedoch dieser Standpunkt von SCHENK „Ueber die Phylogenie der Archegoniaten und der Characeen", ENGL. Bot. Jahrb., Bd. 42, 1908 vertreten.

erinnert, aber trotzdem nicht als ein Uebergang zwischen Algen und Moosen angesehen werden darf.

Hingegen schließt sich COHN der HOFMEISTERschen Auffassung an und will die *Characeen* als niedrigste *Bryophyten* aufgefaßt wissen. Das Produkt der Befruchtung ist nach ihm ein Sporogon einfachster Bildung. Die Wendungszellen faßt er als verkümmerte Schwesterzellen der Makrospore auf und betrachtet sie als das Produkt einer typischen Viererteilung der Zygote.

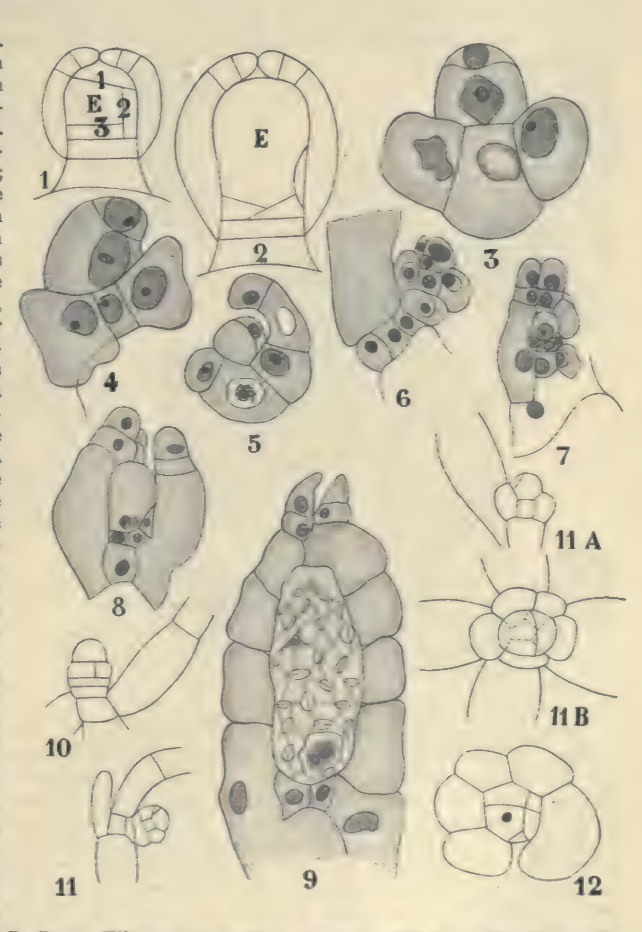


Fig. 34. Nitella. Schema für die Teilungen im jungen Oogonium, nach GÖTZ. 1, 2, 3 Die nachfolgenden Wendungszellen. E Die Eizelle. 2 Folgestadium, ebenfalls nach GÖTZ; die herangewachsene Eizelle E hat die 3 Wendungszellen zur Seite gedrückt, wodurch diese jetzt an ihrer Basis liegen. 3 Junge Eiknospe von Nitella flexilis, nach GÖTZ, Bildung der ersten Wendungszelle. 4 Dasselbe Stadium. 5 Ein älteres Stadium von Nitella opaca, die zweite Wendungszelle zeigend. 6 Junge Eiknospe von Nitella flexilis, links die erste und zweite Wendungszelle zeigend. 7 Dasselbe; die Eiknospe hat bereits Hüllfäden und, oben, Krönchenzellen gebildet; im Zentrum die Eizelle, an deren Basis die 3 Wendungszellen. 8 Ein ähnliches Stadium. 9 Nitella opaca, unten noch die zweite und dritte Wendungszelle vorhanden, sämtlich nach GÖTZ. Fig. 10—12 nach GÖBEL. 10 Junge Eiknospe von Nitella subtilissima, oben die Oogonmutterzelle. 11 Schema für den Ansatz der ersten Wendungszelle, links. 11 A Junges Oogon im optischen Längsschnitt, links die erste Wendungszelle zeigend. 11 B Junge Eiknospe von oben gesehen, die erste Wendungszelle rechts zeigend. 12 Querschnitt durch den basalen Teil einer Eiknospe, die 3 Wendungszellen zeigend.

Diese Auffassung war natürlich nur so lange haltbar, als man meinte, daß die Wendungszellen erst nach der Befruchtung entstanden; wir wissen aber jetzt, daß sie lange vorher gebildet werden.

COHN schließt die *Characeen* an die *Fucaceen* seines Systems an und sagt buchstäblich: „An die *Fucaceen* schließt sich die Klasse der *Bryophyten*, deren erste Ordnung *Phycobrya* (*Characeae*) den Uebergang vermittelt; die Oospore der *Characeen* ist als monospores Sporogon zu

fassen.“ GÖTZ ist ebenfalls der Meinung, daß die *Characeen* als *Phycobrya* von den Algen zu trennen seien und in nähere Verbindung zu den Moosen gebracht werden müssen.

Er betrachtet nämlich die Wendungszellen als Reste einer ursprünglich die ganze Eizelle umhüllenden Archegonwand, welche, da sie überflüssig wurde, infolge der sekundären Bildung von Hüllfäden, abortierte. Als eine weitere Stütze seiner Meinung führt er den Umstand an, daß in der Eizelle ein zweiter kernähnlicher Körper auftreten kann (Fig. 34, 8), seiner Meinung nach durch Fragmentierung aus dem Eikern hervorgegangen, den er mit dem Kern der Bauchkanalzelle der Archegoniaten homologisiert.

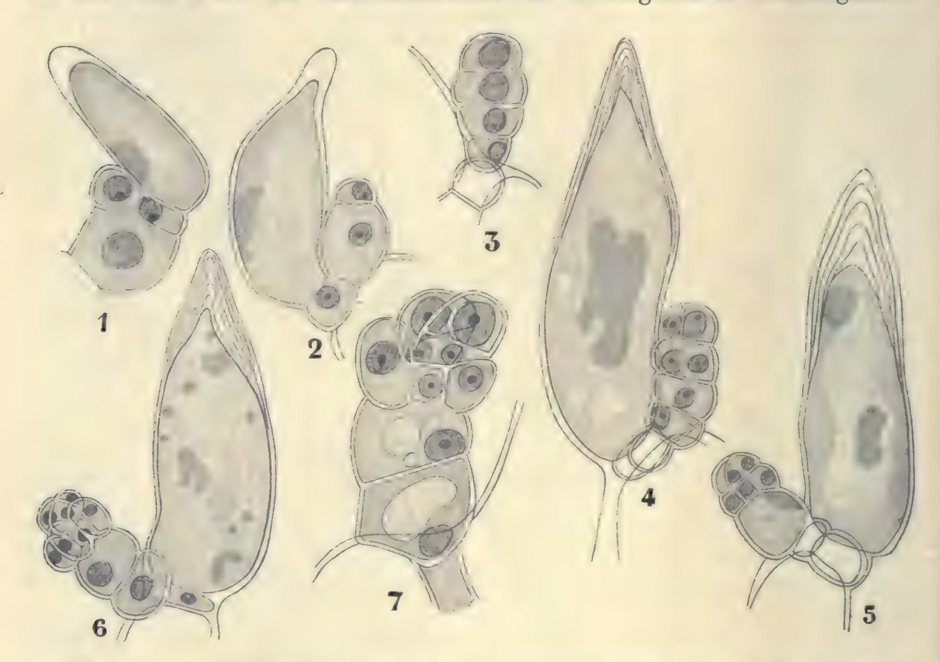


Fig. 35. Oogonienbildung bei Nitella syncarpa, nach ERNST. 1 Erste Anlage des Oogonimus, die große Zelle oben ist die Endzelle des Blattes, darunter zwei Knotenzellen, von denen sich die linke nach außen vorwölbt zur Bildung eines Oogonimus. 2 Aelteres Stadium, links die Endzelle des Blattes, darunter die beiden Knotenzellen, von denen die rechte sich vorgewölbt und sich bereits in eine obere Scheitelzelle und eine untere Stielzelle geteilt hat. 3 Eine ältere Oogoniumanlage, von oben nach unten die Scheitelzelle, die Knotenzelle, die Stielzelle und die Basalzelle zeigend. 4 Aelteres Stadium. Die primäre Scheitelzelle hat sich in eine sekundäre Scheitelzelle (rechts) und die erste Wendezelle (links) geteilt. 5 Die erste Wendezelle (rechts oben) ist wie die sekundäre Scheitelzelle (links oben) gleichmäßig gewachsen; sie liegt über der sekundären Scheitelzelle, so daß von dieser nur eine schmale Randpartie sichtbar ist. Der Kern der Wendezelle hat sich bereits geteilt. 6 Aelteres Stadium. Stiel und Basalzelle stark gewachsen. Die Segmente der Knotenzelle beginnen zu den Hüllfäden auszuwachsen. Die erste Wendezelle hat sich in 2 Zellen geteilt. 7 Aehnliches Stadium, die sekundäre Scheitelzelle hat die zweite Wendezelle gebildet.

Gegen die Auffassung von GÖTZ betreffs der Wandnatur der Wendungszellen ist ERNST eingetreten in einem Artikel „Ueber Pseudo-Hermaphroditismus und andere Mißbildungen der Oogonien bei *Nitella syncarpa* (THUILL.) „KÜTZING.“, Flora 1901.

Er untersuchte die in der Schweiz häufige *Nitella syncarpa*, welche ihre Oogonien in folgender Weise bildet.

Eine der Zellen eines Blattknotens wölbt sich nach außen vor (Fig. 35, 1) und schneidet alsbald eine obere kleine Scheitelzelle und eine viel größere Stielzelle ab (Fig. 35, 2). Darauf teilt sich die Oogonanlage in eine Scheitelzelle, eine Knotenzelle, eine Stielzelle und eine Basalzelle (Fig. 35, 3). Aus der Knotenzelle entstehen durch Teilung 5 periphere Zellen, welche später zu den Hüllfäden auswachsen. In der Scheitelzelle, welche das eigentliche Oogon bildet, entsteht nun die Wand, welche die erste Wendezelle abschneidet, nicht wie GÖTZ will, horizontal, sondern schief (Fig. 35, 4). Die zweite gleichfalls uhrglasförmige Wand verläuft vertikal, die dritte horizontal. Wie wir sehen, weichen die Resultate nicht bedeutend von den von GÖTZ erhaltenen ab.

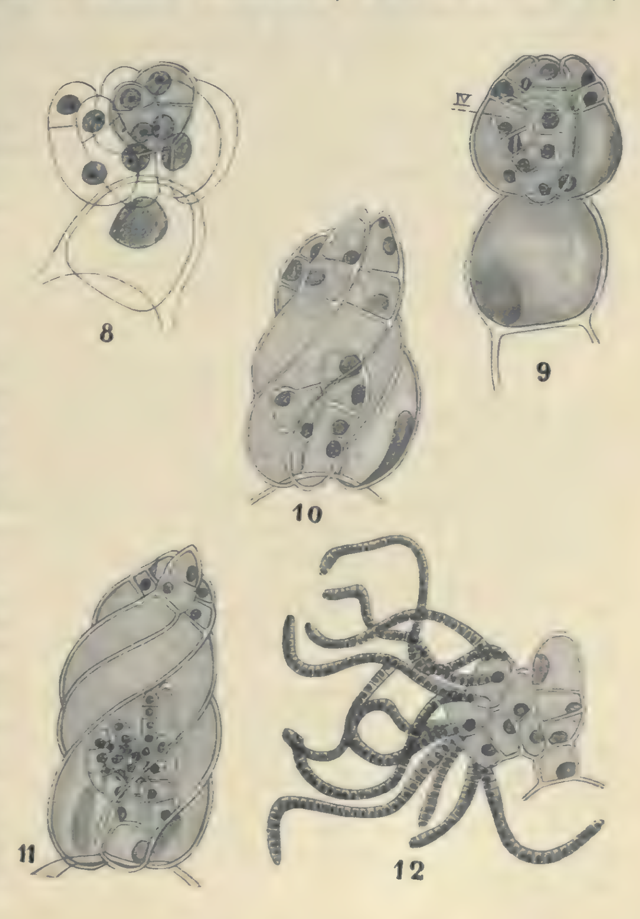


Fig. 36. Abnormitäten bei der Oogonbildung von Nitella syncarpa, nach ERNST. 8 Die zweite Wendungszelle ist gebildet worden, und die tertiäre Scheitelzelle, oben rechts, sowohl wie die darunter gelegene zweite Wendezelle sind zusammen stärker gewachsen, als der aus der ersten Wendezelle entstandene Zellkörper. 9 Die tertiäre Scheitelzelle hat sich in die quaternäre Scheitelzelle IV, die Eizelle und die darunter gelegene dritte Wendezelle geteilt. 10 Die erste Wendezelle hat zwei Zellen gebildet, die beiden links, von denen die äußere Halbkugelform annimmt. 11 Antheridienbildung aus den Wendezellen. 12 Aelteres Stadium, die Bildung der spermatogenen Fäden aus den Wendezellen zeigend.

Oefters kommen aber Abnormitäten vor, welche zu einer Weiterentwickelung der Wendungszellen führen. So ist z. B. in Fig. 35, 5 die erste Wendungszelle ebenso schnell gewachsen wie das junge Oogon. In Fig. 35, 7 sehen wir, wie trotzdem die Oogonzelle die zweite Wendungszelle gebildet hat, während Fig. 36, 8 zeigt, daß auch diese beiden Zellen wieder ebenso groß geworden sind wie die ersteren beiden, und Fig. 36, 9 zeigt, daß auch dies die Oogonzelle nicht an der Bildung der dritten Wendungszelle verhindert hat.

In Fig. 36, 10, 11, 12 sehen wir nun, wie die Wendezellen zur Bildung von spermatogenen Fäden schreiten können.

Es geht daraus nach Ernst hervor, daß Oogonien und Antheridien homologe Organe sind und, da jede Wendezelle sich hier zu einer spermatogene Fäden tragenden Zelle entwickeln kann, liegt es auf der Hand anzunehmen, daß die Entwickelung der Oogonien und der Antheridien früher in gleicher Weise verlief und in beiden 4 fertile Quadranten auftraten.

Die Wendezellen sind also vermutlich Reste von 4 oder 8 Zellen, welche sowohl in Bildungsweise, wie in Anordnung mit den Oktanten des *Characeen*-Antheridiums übereinstimmen.

Ursprünglich hat also *Nitella* 4 oder 8 Oogonien gebildet in derselben Weise, wie jetzt noch 8 Antheridien innerhalb des Antheridienstandes entstehen.

Die Wendezellen sind also nicht, wie Götz will, Reste einer Archegonienwand, sondern reduzierte Gametangien, und zwar Oogonien, welche aber in abnormen Fällen in männliche Richtung umschlagen können und zu Antheridien auswachsen. Göbel versuchte nun in einem Artikel in der Flora von 1902: „Ueber Homologien in der Entwickelung männlicher und weiblicher Geschlechtsorgane" diese Auffassung näher zu begründen. Das wichtigste Resultat seiner Untersuchungen ist wohl der Nachweis, daß die erste Wand in der Oogonanlage in der Tat eine Längswand ist.

Götz ist durch das in Fig. 34, 3 reproduzierte Präparat auf falschen Weg geraten, indem das dieser Abbildung zugrunde liegende Präparat, nach Göbel kein Längsschnitt ist, sondern einen schiefen Schnitt durch die Oogonanlage darstellt. Die zweite Wand setzt sich nach Göbel der ersten senkrecht an; die dritte ist eine Querwand. Die erste Wand zerlegt das Oogon also in zwei sehr ungleiche Hälften, die zweite, welche senkrecht auf dieser steht, ist also eine Quadrantenwand und die dritte, welche die größere Quadrantenzelle quer in zwei sehr ungleiche Zellen teilt, demnach eine Oktantenwand. Nach dieser Auffassung sind also die ersten Teilungen im Oogon den ersten Teilungen im Antheridium gleich, was der Meinung Ernsts, daß diese Organe homolog seien, zugute kommt.

Wir können uns also folgendermaßen ausdrücken:

Ein *Characeen*-Oogon ist ein Gametangienstand, innerhalb dessen alle Oktanten, mit Ausnahme eines einzelnen, steril sind; ein *Characeen*-Antheridium ist dagegen ein Gametangienstand, bei dem sämtliche Oktanten fertil sind.

Wir sehen also, daß die *Characeen* als „Ahnen" der *Archegoniaten* unbrauchbar sind, da das Oogon der *Characeen* dem Archegon keineswegs homolog ist.

Bleibt also die Frage, ob Davis berechtigt war, die *Archegoniaten* an seine hypothetische grüne Algengruppe mit plurilokulären Gametangien anzuschließen. Die Antwort soll meines Erachtens heißen, daß diese Hypothese beachtenswert ist, daß ihr aber jede, auch nur einigermaßen sichere Unterlage fehlt.

Wir können meines Erachtens nur sagen, daß die *Archegoniaten*, wie die x-Generationen von *Trichomanes* und *Buxbaumia* zeigen, vermutlich von Algen herzuleiten sind, welche zum Landleben übergingen, daß aber die Frage, von welcher Algengruppe sie abstammen, bisher unbeantwortet bleiben muß.

Da also der Ursprung der *Archegoniaten* noch gänzlich dunkel ist, so wird eine phylogenetische Behandlung der niedrigeren Repräsentanten

dieser Gruppe äußerst schwierig, weil wir kaum sagen können, welche Formen als die primitivsten zu betrachten sind.

Man könnte z. B. der Meinung sein, daß Formen mit fadenförmiger x-Generation sehr primitiv sein müssen, weil sie die meiste Aehnlichkeit mit Algen haben.

Wenn wir aber wissen, daß innerhalb eines Genus, z. B. innerhalb *Trichomanes*, sowohl fadenförmige wie plattenförmige x-Generationen vorhanden sind, so sieht man, wie leicht das fadenförmige Stadium unterdrückt werden kann, und darf also aus dem Fehlen dieses Stadiums keineswegs schließen, mit einer phylogenetisch jüngeren Gruppe zu tun zu haben.

Wir müssen demnach alle Umstände im Auge behalten. Somit glaube ich, daß wir allen Grund haben zu sagen, daß die Lebermoose die primitivsten *Archegoniaten* darstellen, und wir wollen also die Behandlung der *Archegoniaten* mit den *Hepaticae* anfangen.

Fünfte Vorlesung.

Die Hepaticae.

I. Anthoceros.

Versuchen wir zunächst eine Definition der *Hepaticae.* Der Anfang ist leicht: *Hepaticae* sind haploidale zoidogame Archegoniaten, und da außer den *Hepaticae* nur noch die *Musci* zu den haploidalen zoidogamen *Archegoniaten* gehören, so genügt es die Differenzen zwischen *Hepaticae* und *Musci* zu erörtern.

Zweifellos bilden sowohl die *Hepaticae* wie die *Musci* eine natürliche Gruppe, und zwar dermaßen, daß es nur selten Schwierigkeiten hat, sozusagen auf den ersten Blick ein Lebermoos von einem Moose zu unterscheiden.

Dennoch ist es gar nicht so leicht, allgemeingültige Unterschiede zwischen beiden Gruppen anzugeben. Zunächst mag einiges zur praktischen Unterscheidung gesagt werden.

Falls man eine blattlose haploide *Archegoniate* erblickt, ein grünes, bandförmiges, mehr oder weniger dichotom verzweigtes Thallom, so kann man sicher sein, ein Lebermoos vor sich zu haben.

Die Schwierigkeit liegt also in der Unterscheidung der beblätterten Lebermoose, der foliosen *Hepaticae* von den Laubmoosen. Fruktifiziert die Pflanze, so ist die Unterscheidung meistens leicht; befindet sich nämlich auf der Kapsel eine Haube, so liegt ein Moos vor, denn das Lebermoossporogon hebt den oberen Teil der Archegonwandung nicht auf, sondern durchreißt die Archegonwand.

Springt die Frucht mit einem Deckel auf und befindet sich darunter ein Peristom, so liegt sicher ein Moos vor; springt sie dagegen mittels 4 Klappen auf und befinden sich zwischen den Sporen sterile Zellen, sogenannte Elateren, etwa in der Weise, wie wir diese bei *Myxomyceten* kennen lernten, so haben wir es mit einem Lebermoos zu tun.

Ja sogar in sterilem Zustande kann meistens zwischen Moos und Lebermoos unterschieden werden. Besitzen die Blätter einen Mittelnerven, so liegt fast sicher ein Moos vor; aus dem Fehlen eines Mittelnerven darf jedoch nicht geschlossen werden, daß wir ein Lebermoos vor uns haben.

Der einzige allgemein gültige Unterschied zwischen Lebermoos und Moos ist die, daß die sogenannte Deckzelle, d. h. die Endzelle der zentralen Zellreihe des jungen Archegons, die bei den Lebermoosen alsbald

kreuzweise geteilt wird (Fig. 40, 4D) und sich nicht oder kaum weiterteilt, während diese Zelle beim Moosarchegon als Scheitelzelle fungiert und fast den ganzen Archegonhals bildet.

Wir wollen jetzt der Frage näher treten:

Welches Lebermoos ist das primitivste?

Unter der Voraussetzung, daß die Lebermoose von Algen herzuleiten sind, liegt es auf der Hand, diejenigen Lebermoose für die primitivsten zu halten, deren Zellen die größte Uebereinstimmung mit Algenzellen haben.

Gesetzt den Fall, es gäbe unter den zahllosen Lebermoosen, welche in ihren Zellen viele kleine Chloroplasten haben, ein einziges Genus oder einen Teil eines solchen, welches pro Zelle, wie viele Algen, nur einen großen Chloroplasten führte, so würde man gewiß geneigt sein, einer solchen Form eine primitive Stellung anzuweisen. Falls es sich außerdem noch herausstellte, daß dieses Chromatophor ein Pyrenoid und damit ein Algenmerkmal par excellence besäße, ein Merkmal, das sonst allen *Archegoniaten* fehlt, so würde man sich gewiß in seiner anfänglichen Meinung über die primitive Natur dieses Lebermooses gestärkt fühlen. Wir kennen nun in der Tat in *Anthoceros laevis* ein solches Lebermoos, und ich will also die Behandlung der *Hepaticae* mit dem Genus

Anthoceros

anfangen. Nach CAMPBELL umfaßt dieses Genus etwa 20 Arten, welche über alle Weltteile verteilt sind.

Es sind verhältnismäßig große Lebermoose mit eigentümlichem, tief gelapptem oder unregelmäßig krausem, dunkelgrünem, dem Boden anliegendem Thallus, welche an Erdwällen, auf Ackerland oder auf faulendem Holze wachsen. In den Niederlanden sind Arten in den Provinzen Groningen, Utrecht, Geldern, Brabant und Limburg gefunden worden; ich selber sammelte *Anthoceros* an zwei Stellen in letztgenannter Provinz, nämlich bei Weert und bei Bunde. Riesige Exemplare einer anderen Art fand ich einmal zu Tausenden auf Java am Wege von Tosari nach den Bromo.

In fruktifizierendem Zustande sind sie leicht zu erkennen an ihren langen, cylinderförmigen dünnen Sporogonen, welche mittels zweier langer Klappen der Länge nach aufspringen. Zwischen diesen beiden Klappen bleibt bisweilen recht lange ein dünner nadelförmiger Gewebskörper bestehen, die Columella. Sporogone von 3 cm Länge sind keineswegs selten.

Sehr interessant ist der Umstand, daß die x-Generation der *Anthoceros*-Arten meistens nur 1 Chloroplast pro Zelle besitzt, die 2x-Generation dagegen deren 2 führt. GOTTSCHE teilte das Genus, wie folgt, in 3 Sektionen ein:

1) Pseudo-Elateren aus sehr kurzen Zellen ohne Spiralband bestehend. Kapsel mit Spaltöffnungen. Hierher: *A. laevis L.* und *A. punctatus L.*, beide kosmopolitisch.
2) Pseudo-Elateren aus langen Zellen bestehend, ohne Spiralband; Kapsel mit Spaltöffnungen.
3) Sterile Zellen als Elateren entwickelt, mit Spiralbändern, Kapsel ohne Stomata (CAMPBELLS neues Genus *Megaceros*).

Letztere Gruppe erinnert durch diese beiden Merkmale mehr an *Dendroceros* als an *Anthoceros*. Dazu kommt nun noch, daß CAMPBELL

(Ann. of Bot. 1906, p. 322) nachwies, daß bei einem Repräsentanten dieser Sektion, der bei Tjibodas auf Java gefunden wurde, bis 8 Chromatophoren pro Zelle vorkommen können, während er früher bei einer anderen Art derselben Sektion in Jamaica in den Oberflächenzellen 2 Chromatophoren pro Zelle konstatiert hatte. Ueberdies fehlten der javanischen Art die Pyrenoide. Falls erneute Untersuchungen[1]) zeigen sollten, daß diese ganze Sektion multiple Chromatophoren ohne Pyrenoide besitzt, so würde es sich in der Tat empfehlen, den Vorschlag CAMPBELLS zu akzeptieren, diese Arten von *Anthoceros* zu trennen und in einem neuen Genus, welches seinen Platz zwischen *Anthoceros* und *Dendroceros* finden würde, unterzubringen.

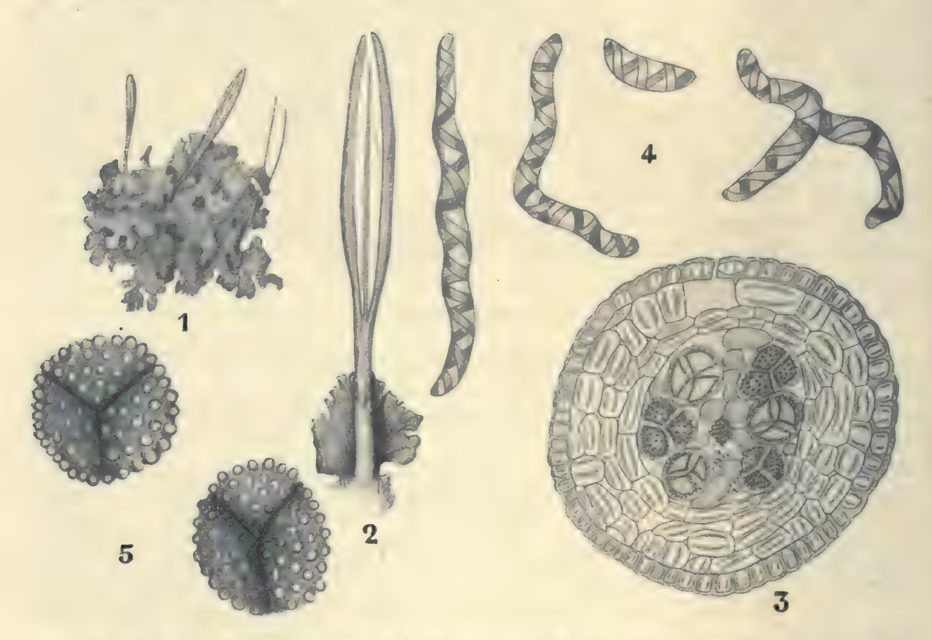


Fig. 36a. Anthoceros gracilis RICHDT. Nach CAMPBELL eine Megaceros-Art. 1 Pflanze mit aufgesprungenen Sporogonen, natürl. Größe. 2 Lappen des Thallus mit einem reifen Sporogon, man sieht an der Basis die scheidenförmige Hülle und zwischen den beiden Kapselklappen die Columella. 4 Elateren; 5 Sporen, sämtlich nach SCHIFFNER. 3 Querschnitt des Sporogons eines Anthoceros nach GÖBEL.

Es ist jedoch zu bemerken, daß der dieser Sektion angehörige *Anthoceros arachnoideus* nach GÖBEL (Flora 1906, S. 196) nur ein Chromatophor pro Zelle aufweist.

Beschäftigen wir uns also zunächst mit der Entwickelung einer unzweifelhaften *Anthoceros*-Art, d. h. einer Art mit einem pyrenoidführenden Chloroplasten pro Zelle.

---

1) In seinen Studies on some javanese Anthoceroteae (Ann. of Bot. 1907 und 1908), welche hier nur noch nachträglich berücksichtigt werden können, weist CAMBPELL nach, daß es bis jetzt für Anthoceros gehaltene Arten gibt mit mehreren pyrenoidlosen Chloroplasten pro Zelle, welche er in seinem neuen Genus Megaceros vereinigt; vermutlich sind alle Arten von Anthoceros ohne Stomata am Sporogon und mit spiralförmig verdickten Elaterenwänden in diesem Genus unterzubringen.

Die Entwickelung der x-Generation.

Bei der Aussaat von *Anthoceros*-Sporen sehen wir, daß diese bei normaler Belichtung sofort zu einem Zellkörperchen auswachsen (Fig. 37, 1, 2), bei herabgesetzter Lichtintensität aber einen Zellfaden bilden (Fig. 37, 3). Letzterer ist wohl der primitivere Zustand und hier vorteilhaft, weil er etwa zu tief in den Boden geratenen Sporen erlaubt, ihr Keimprodukt dennoch ans Licht zu bringen. Nachdem ein Zellkörperchen gebildet worden ist, entstehen an seinem Rande eine oder mehrere Scheitelzellen, schließlich in allen Fällen mehrere. Thalli mit einer Scheitelzelle wie der in Fig. 37 A abgebildete sind selten. Die Scheitelzelle ist meistens keilförmig, von der Seite betrachtet vierseitig,

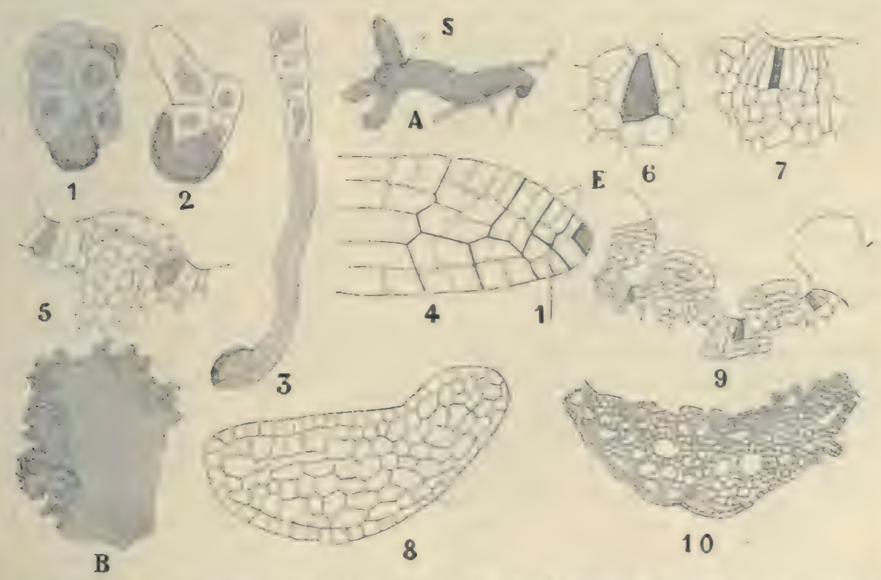


Fig. 37. x-Generation von Anthoceros. 1—3 Keimung der Sporen von A. laevis, nach LEITGEB. 4 A. laevis, schematische Darstellung des Scheitelwachstums und der Teilungen in den Segmenten nach LEITGEB. 5 A. laevis; erster Anfang der Mittellappenbildung nach HOFMEISTER. 6—7 Vegetationspunkt mit Scheitelzelle des A. fusiformis, nach CAMPBELL; 6 im medianen Längsschnitt, 7 die Scheitelzelle nicht median getroffen. 8 Querschnitt durch einen jungen Sproß von A. laevis nach HOFMEISTER. 9 A. fimbriatus, Thallusrand mit 3 Scheitelzellen und Mittellappen (nach GÖBEL). Scheitelzellen, so wie bei den vorigen Figuren schraffiert. A Junge Pflanze von A. fusiformis mit nur einer Scheitelzelle (S), nach CAMPBELL. B Thallus von A. fimbriatus, die krausen Randlappen zeigend. 10 Querschnitt durch den Thallus von A. glandulosus L. et LDBG.

im Längsschnitt dreiseitig, kann sich aber sehr dem zweischneidigen Typus nähern. Es hängt dies offenbar von der Dicke des gebildeten Thallus ab.

So wie wir dies früher bei *Fucus* sahen, kann während der Entwickelung die Form einer Scheitelzelle sich ändern, so ist z. B. die Scheitelzelle von *Marchantia*-Keimpflänzchen zweischneidig keilförmig; die der erwachsenen Pflanze vierseitig pyramidal.

Wir sahen schon, daß schließlich mehrere Vegetationspunkte am Rande des *Anthoceros*-Thallus entstehen. Zwischen diesen Scheitelzellen entstehen Wucherungen des Randes, sogenannte Mittellappen (Fig. 37, 9),

welche später die Kräuselung des Randes verursachen (Fig. 37 B) und nützlich sind zum Festhalten von Feuchtigkeit.

Das Festhalten von Feuchtigkeit ist für diese Formen deshalb besonders wichtig, weil sie für ihren Wasserbezug fast ganz auf Regen und Tau angewiesen sind, dieses Wasser aber natürlich nur wenig Nährsalze enthält; es müssen also große Mengen festgehalten werden, um die nötigen Aschenbestandteile zuzuführen.

Jedes der Segmente teilt sich (Fig. 37, 4) in eine innere (I) und eine äußere Zelle (E); die innere teilt sich wiederholt und bildet die inneren Schichten des Thallus, die äußeren teilen sich nur durch radiale Wände und bilden an ihrer Unterseite Rhizoide und eigentümliche Spalten, welche ihres Inhaltes wegen Schleimspalten genannt werden (Fig. 43 A). Diese Schleimspalten entstehen ausschließlich durch Auseinanderweichen zweier Oberflächenzellen, sie werden nach und nach breiter, und es bildet sich darunter ein Intercellularraum, dessen Zellen viel Schleim secernieren, welcher durch die Spalten heraustritt, und die Vegetationspunkte bedeckend, diese gegen Austrocknung, Schneckenfraß etc. schützt.

Im Thallus tritt keine Differenzierung in farbloses und Assimilationsgewebe auf; außer Mittellappen entstehen nur Rhizoide als Anhangsgebilde, so daß der *Anthoceros*-Thallus sehr einfach gebaut ist. Höchstens bilden sich darin später noch Intercellularräume, welche nicht mit Luft, sondern wie die Schleimspalten mit Schleim gefüllt sind.

In die Schleimspalten der *Anthoceros*-Thalli treten, wie JANCZEWSKI und LEITGEB nachwiesen, oft *Nostoc*-Fäden ein, und zwar meistens durch Infektion mittels Hormogonien (Fig. 43 C). In den Intercellularräumen angelangt, entwickeln diese Fäden sich bald zu kräftigen Kolonien (Fig. 43 D) und üben nun offenbar einen Reiz auf die anliegenden Thalluszellen aus, wodurch diese zu verzweigten Fäden auswachsen (Fig. 43 E, F), welche in die *Nostoc*-Kolonie vordringen.

Im Hinblick auf den Umstand, daß *Anthoceros* in seinen pyrenoidführenden Chloroplasten eine Algeneigenschaft besitzt, ist es von besonderem Interesse, eine zweite Algeneigentümlichkeit dieser Pflanze zu erwähnen. Es ist dies das Vorhandensein von Akinetosporen, welche wohl als Schwärmsporen, deren Cilien verloren gingen, aufgefaßt werden dürfen.

In gewissen Zellen nämlich ballt sich das Plasma zusammen, umgibt sich mit einer Membran (Fig. 38, 1), teilt sich darauf einige Male (Fig. 38, 2), wird dann durch Verschleimung der Wand frei und keimt zu einem neuen Thallus aus (Fig. 38, 3). Zwar wird die Existenz solcher Gemmen von einzelnen bezweifelt, da ihr Entdecker HOFMEISTER zum Teil sicher *Nostoc*-Kolonien, wie die in Fig. 38, 4, für Gemmen gehalten hat, aber die von HOFMEISTER entliehenen Fig. 38, 1, 2, 3 scheinen mir so deutlich, daß ich doch nicht ohne weiteres ihre Existenz verneinen möchte und zwar um so weniger, als Ruge (Flora 1893, p. 307) bei einem anderen Lebermoose, bei Aneura, die unzweifelhafte Existenz solcher Akinetosporen nachgewiesen hat.

Anthoceros glandulosus zeigt aber nach RUGE (ibid. S. 310) eine andere ungeschlechtliche Vermehrungsweise, nämlich mittels sogenannter Brutknospen. Sie entstehen (Fig. 38, 5) aus keulenförmig angeschwollenen Papillen, welche durch Hervorwölbung von nahe dem Vegetationspunkt gelegenen Randzellen entstehen.

In dieser Papille tritt alsbald eine Querwand auf (Fig. 38, 5), die dadurch abgeschiedene untere Zelle wird zum Stielchen, aus der oberen entwickelt sich die eigentliche Brutknospe. Diese obere Zelle nun teilt sich mittels einer Längswand (Fig. 38, 6) und verschiedener radialer Wände (Fig. 38, 7). Erstere spaltet sich bald, und der so gebildete Intercellularraum füllt sich mit Schleim. Zwischen der ersten und zweiten Zelle, rechts vom Stiele entsteht ein Schleimspalt, der bald von *Nostoc* infiziert wird (Fig. 38, 8). Die Brutknospe fällt schließlich vom Stielchen ab und wächst zu einem neuen *Anthoceros* heran.

Während die meisten *Anthoceros*-Arten außer Mittellappen und Rhizoiden keine weiteren Anhangsgebilde hervorbringen, bildet *Anthoceros*

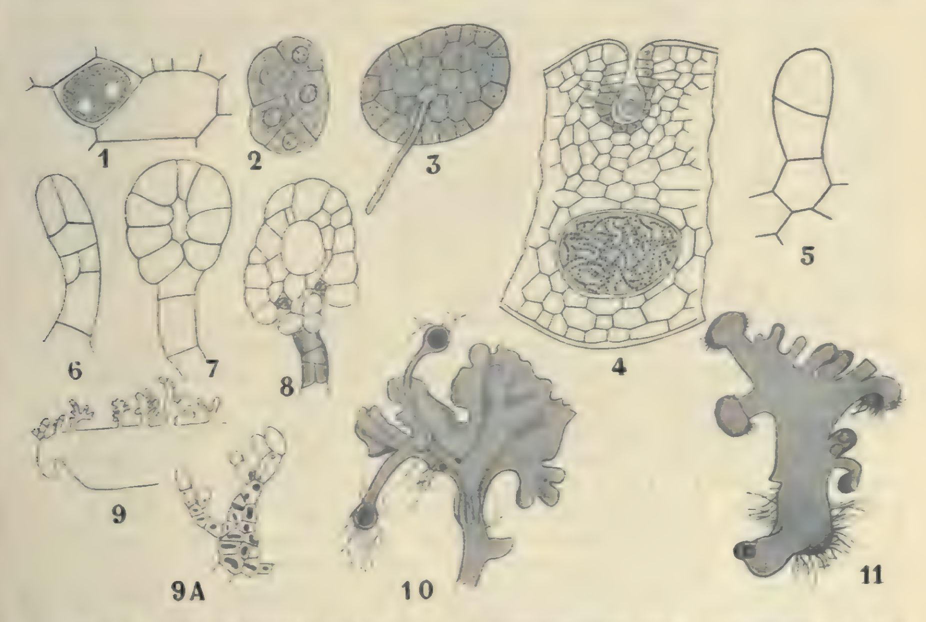


Fig. 38. I Anthoceros laevis. 1—3 Gemmenbildung nach HOFMEISTER. 4 Eine Nostoc-Kolonie, von HOFMEISTER für eine Gemme gehalten. II Anthoceros glandulosus (nach RUGE). 5—8 Brutknospenbildung. III Anthoceros arachnoideus (nach GÖBEL). 9 Lamellen zum Festhalten von Wasser. 9 A Eine Lamelle, stärker vergrößert. IV A. dichotomus (nach GÖBEL). 10 Knollenbildung. V A. argentinus (nach GÖBEL). 11 Knöllchen.

arachnoideus dorsale plattenförmige oder haarförmige Anhängsel (Fig. 38, 9, 9 A), welche das Ganze in trockenem Zustande mit einem weißen, spinnegewebeähnlichen Ueberzug bedecken und in feuchtem Zustande Wasser festhalten.

Gewisse *Anthoceros*-Arten, wie *A. dichotomus, A. argentinus*, ja sogar bisweilen *A. laevis*, bilden, wie GÖBEL nachwies, Knöllchen, mittels deren sie ungünstige Zeiten überleben können. Schon früher wurden solche Knöllchen von TAYLOR bei *Anthoceros tuberosus* beschrieben und auf ihre Struktur untersucht.

Es stellte sich heraus, daß sie aus einem mit Fett und aleuronartigen Körnchen gefüllten Parenchym bestehen, das an der Außenseite von einigen Schichten leerer korkartiger Zellen umgeben ist. Diese

Knöllchen sind bloß lokale Verdickungen von Thalluslappen; sie bohren sich in den Boden ein und bleiben am Leben, während der Rest des Thallus abstirbt. Wie diese Knöllchen keimen, ist noch unbekannt. Andere *Anthoceros*-Arten überleben trockene Perioden in etwas anderer Weise. So sind die kalifornischen Arten *A. Pearsoni* und *A. fusiformis* mehrjährig, indem der Vegetationspunkt eines jeden Thalluslappens nebst einem Stückchen des benachbarten Gewebes während des trockenen Sommers am Leben bleibt, wenn der Rest des Thallus abstirbt. Betrachten wir jetzt einmal die Geschlechtsorgane und beginnen wir dazu mit den

Antheridien.

Die Geschlechtsorgane von *Anthoceros* sind gänzlich in den Thallus eingesenkt und also bei äußerer Betrachtung nicht zu entdecken. Höchstens machen davon die Antheridien eine Ausnahme, insofern sie bisweilen mit der Lupe als gelbe Punkte im übrigens dunkelgrünen Thallus sichtbar sind. Von den Archegonien ist aber keine Spur zu entdecken; sie sind bloß in Schnitten auffindbar.

Die Antheridienentwickelung wurde von Leitgeb, Waldner (Die Entwickelung des Antheridiums von Anthoceros, Sitzungsbericht d. k. Akad. d. Wissensch., math.-naturw. Kl., Bd. 75, 1877, S. 81—95), Mottier (Contrib. to the Life history of Notothylas, Ann. of Bot., Vol. 8, p. 391, 1894) und von Campbell untersucht.

Die *Anthoceros*-Arten sind mönözisch, bisweilen aber, z. B. *A. fusiformis*, stark protandrisch. Die Antheridien entstehen in der Nähe des Vegetationspunktes aus der inneren Zelle eines der von der Scheitelzelle gebildeten Segmente. Im Gegensatz zu allen anderen Lebermoosen entsteht das Antheridium hier endogen. Leitgeb hat in abnormen Fällen Antheridien an der Oberfläche des Thallus gefunden, und ähnliches wurde von Emma Lampa in der Oester. bot. Zeitschr., 1903, S. 437, beschrieben, aber Howe meint, daß die von ihr gegebenen Figuren jungen Knöllchen ähnlicher sind als Antheridien. Die Sache ist von einiger Wichtigkeit, da ein Vorkommen von exogen entstandenen Antheridien die Auffassung stützen würde, daß die Antheridien von *Anthoceros* ursprünglich an der Oberfläche des Thallus gebildet und erst nachträglich darin versenkt wurden.

Darüber sagt schon Waldner:

„Die Differenzierung einer so vollkommen individualisierten Wandschicht bei den Antheridien von *Anthoceros* und in gewissem Sinne auch bei den Archegonien, und der Umstand, daß die Bildung dieser Hüllschicht vollkommen der der übrigen Lebermoose gleicht, läßt die Annahme als wahrscheinlich erscheinen, daß die Versenkung der Archegonien und die endogene Entstehung der Antheridien abgeleitete Vorgänge sind, daß also die hypothetischen Vorfahren unserer *Anthoceroteen* ihre Geschlechtsorgane aus oberflächlich gelegenen Zellen angelegt und dieselben ursprünglich über der Thallusoberfläche ausgebildet haben, und daß somit die Ausbildung der Wandschicht an den Geschlechtsorganen unserer *Anthoceroteen* durch Vererbung zu erklären sei."

Auch mir scheint diese Auffassung berechtigt. Wie entwickelt sich nun das Antheridiumprimordium weiter? Bei *A. Pearsoni* entstehen daraus ein, bei anderen *Anthoceros*-Arten 4 Antheridien, indem sich die Anlage in 4 Zellen teilt (Fig. 39, D, E). Daraus schließt Campbell p. 129: „and if a comparison is to be made with the antheridium of any

other Liverwort, the antheridium in the latter is homologous not with the single one of *Anthoceros*, but with the whole group, plus the two layered upper wall of the cavity in which they lie".

Hingegen bemerkt GÖBEL, meines Erachtens mit Recht (Org. S. 399): „Die ganze Antheridiengruppe mit einem einzigen Antheridium anderer Lebermoose oder eines Farns gleichsetzen zu wollen, weil sie aus einer Zelle hervorgeht, halte ich für eine lediglich formale, d. h. nur äußerliche Vergleichung — was kann man in letzter Instanz nicht alles auf eine Zelle zurückführen!"

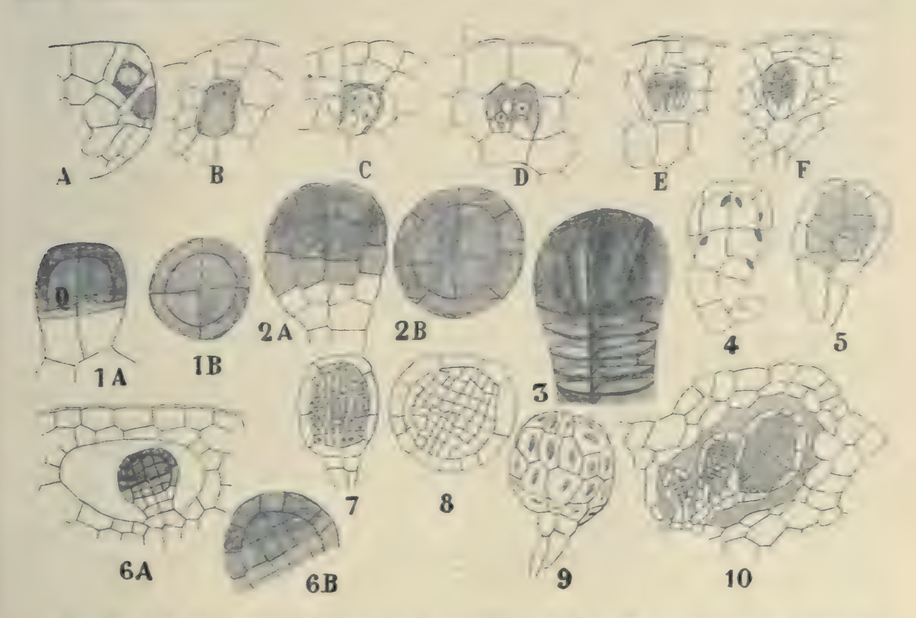


Fig. 39. Antheridienentwickelung bei Anthoceros. I A. Pearsoni (nach CAMPBELL). A Recht junges Antheridium in der Nähe der Scheitelzelle (schraffiert). B Etwas älteres Stadium. C Noch älteres Stadium, die ersten Teilungen im jungen Antheridium zeigend. II Anthoceros spec. (nach MOTTIER). D Teilung der Antheridienanlage in zwei solche Anlagen. E Jede derselben sich zu einem Antheridium entwickelnd. F Etwas älteres Stadium als C. III Anthoceros spec. (nach WALDNER). 1 Junges, freipräpariertes Antheridium. 1 A im Längs-, 1 B im Querschnitt. 2 id. Etwas älter. 2 A im Längs-, 2 B im Querschnitt. 3 Ein Antheridium in körperlicher Darstellung im Alter der Fig. 7. IV Anthoceros fusiformis (nach CAMPBELL). 4 Etwas älteres Antheridium, von oben betrachtet; unten rechts knospet ein sekundäres Antheridium hervor. 5 Dasselbe im Längsschnitt. V Anthoceros spec. (nach WALDNER). 6 Aelteres Stadium. 6 A Längsschnitt, 6 B Teil des Querschnittes. VI Anthoceros fusiformis (nach CAMPBELL). 7 Noch älteres Stadium im Längsschnitt. 8 Ein solches im Querschnitt. 9 Erwachsenes Antheridium, von außen betrachtet. 10 Antheridiengruppe in der Thallushöhlung.

Zunächst wird das Antheridium mittels zweier sich kreuzender Längswände in Quadranten geteilt (Fig. 39, 1 B). In jedem dieser Quadranten entsteht nun eine Querwand (Fig. 39, 1 A), wodurch das Antheridienprimordium in zwei Etagen zerlegt wird, von welchen die obere von WALDNER die apikale, die untere die basilare genannt wird.

In diesem basilaren Teile wird dann gewöhnlich durch eine nochmalige Querteilung eine sehr niedrige Scheibe abgeschnitten (Fig. 39, 1 A), welche natürlich ebenfalls aus 4 Zellen besteht.

In der apikalen Etage entstehen perikline Wände, wodurch 4 Innenzellen von 4 Außenzellen getrennt werden (Fig. 39, 1 A); diese entstehen auch später im basilaren Teile (Fig. 39, 3). Letzterer wird darauf durch Querwände in eine Anzahl von Scheiben zerlegt und wird zum Stiel. Nach Waldner werden nun die 4 Innenzellen der apikalen Etage und die 4 Innenzellen der obersten Zellenschicht des Stieles zu den Urmutterzellen der Spermatozoiden.

Nach den neueren Untersuchungen von Campbell aber ist in Fig. 39, 1 A die Wand Q nicht die Wand, welche das Primordium in zwei Etagen zerlegt, sondern das geschieht durch die unter Q gelegene Wand.

Die erste Querwand zerlegt also das Antheridium in einen oberen fertilen und einen unteren sterilen Teil, einen Stiel. Die schraffierten Etagen gehören also beide dem fertilen Teil an und sind dadurch entstanden, daß die Antheridienquadranten mittels einer Querwand in Oktanten zerlegt wurden.

Das Antheridium von *Anthoceros* ist also insoweit von dem der übrigen Lebermoose verschieden, als das Primordium nicht sofort in eine Reihe von Querscheiben zerlegt, sondern zuvor in 4 Längsreihen geteilt wird.

Die weitere Entwickelung bietet nichts Besonderes außer dem Umstande, daß aus der Basis des Stieles sekundäre Antheridien hervorsprossen können. Die zunächst farblosen Leukoplasten der Antheridiumwandzellen werden später grün, schließlich orange.

Was nun die Höhlung, in welcher sich die Antheridien befinden, anlangt, so ist die Zelle, aus welcher das Antheridium resp. die Antheridiengruppe entsteht, zunächst nicht von einer Höhlung umgeben (Fig. 39, A). Nach und nach aber rundet sie sich ab, und so entsteht ein Raum (Fig. 39, B) um sie herum, welcher sich durch das Wachstum der anliegenden Zellen vergrößert. Schon beim Anfang der Abrundung (Fig. 39, B) teilt die darüber gelegene Zelle sich mittels einer der Oberfläche parallelen Wand, so daß das Antheridium durch zwei Zellschichten von der Außenwelt abgeschlossen ist, ein Zustand, der der endgültige ist (Fig. 39, 10).

Betrachten wir jetzt die

Archegonien.

Schon aus Janczewskis Untersuchungen ging hervor, daß die Archegonien der *Anthoceros*-Arten, wie verschieden von denen der übrigen Lebermoose sie uns auch auf den ersten Blick vorkommen mögen, dennoch wesentlich mit diesen übereinstimmen.

Um dies einzusehen, ist es unerläßlich, zunächst die Entwickelung eines typischen Lebermoosarchegons kennen zu lernen. Das Archegon entspringt einer gewöhnlichen Epidermiszelle, welche sich nach oben vorwölbt. Die so entstandene Papille wird von einer Querwand in eine obere Zelle und in eine untere Stielzelle zerlegt. Die obere Zelle wird von drei Längswänden in eine mittlere und drei periphere Zellen geteilt (Fig. 40, 2, 3). Mittels einer Querwand gliedert sich die mittlere Zelle in eine Deckelzelle D und eine primäre Zentralzelle C (Fig. 40, 4). Die primäre Zentralzelle teilt sich nun durch eine Querwand in eine obere (H) und in eine untere Zelle (Sc.), die sogenannte sekundäre Zentralzelle. Die obere Zelle (H) ist die Mutterzelle der Halskanalzellen, die untere (Sc.) teilt sich in Eizelle und Bauchkanalzelle.

Aus den peripheren Zellen entsteht die Archegonwand, während deren Entstehung, wie GAYET nachwies, auch die Deckelzelle sich wiederholt teilt. Aus der Stielzelle kann sich ein kürzerer oder längerer Stiel bilden.

Wie steht es nun mit den *Anthoceros*-Archegonien? Diese werden in der Regel erst gebildet nach dem Verblühen der Antheridien. Es entsteht dann aus jedem dorsalen [1]) Segment der Scheitelzelle ein Archegon, so daß die Archegonien in sehr regelmäßigen Reihen, in acrofugaler Entwickelungsordnung stehen.

Auch hier wird das Segment zunächst in eine äußere und eine innere Zelle zerlegt; während aber bei der Antheridienentwickelung die innere Zelle sich zum Geschlechtsorgan entwickelte, entsteht das Archegon aus der äußeren. Das *Anthoceros*-Archegon geht also so wie bei den anderen

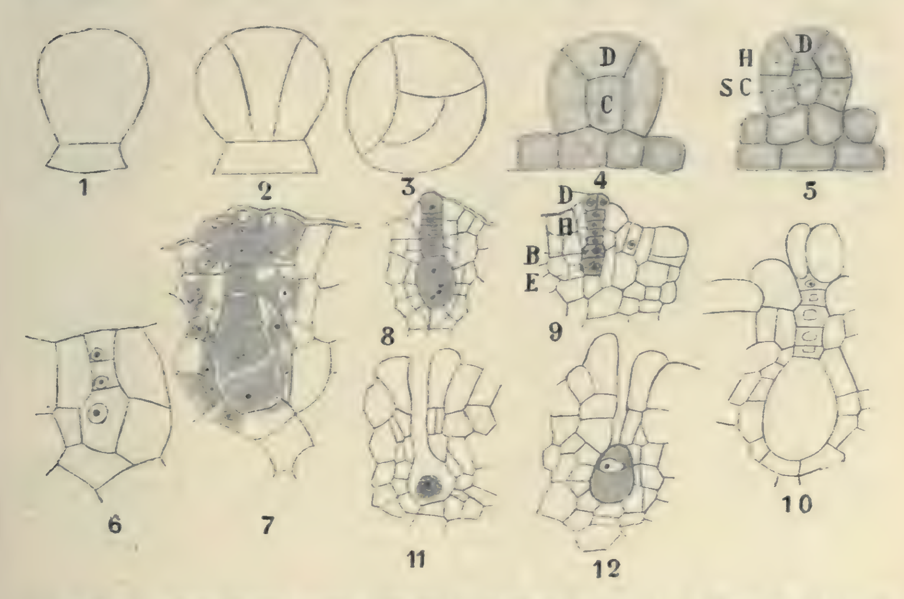


Fig. 40. Entwickelung eines typischen Lebermoosarchegons. 1, 4, 5 von Targionia, nach GAYET. 2, 3 Schematische Figuren nach GÖBEL. 6—12 Die Entwickelung eines Anthoceros-Archegons. 6, 11, 12 Anthoceros fusiformis nach CAMPBELL. 7 Notothylas, nach MOTTIER. 10 Anthoceros spec. nach MOTTIER.

Lebermoosen aus einer Oberflächenzelle hervor, während diese aber sich bei den andern Lebermoosen hervorwölbt und eine Stielzelle abschneidet, ist dies bei *Anthoceros* nicht der Fall, sie bleibt im Thallus eingesenkt liegen. Uebrigens findet die Teilung dieser Zelle genau so wie bei den Archegonienprimordien der übrigen Lebermoose statt. In ihr werden durch drei Längswände eine mittlere Zelle und drei periphere getrennt, und wenn auch später infolge der Versenkung des Archegons im Thallus sich keine Archegonwand mehr unterscheiden läßt, so zeigen doch diese ersten Teilungen, daß auch bei *Anthoceros* eine Archegonwand angelegt wird.

Die mittlere Zelle teilt sich nun alsbald, so wie bei den übrigen Lebermoosen, in eine Deckelzelle und in eine primäre Zentralzelle.

1) Nach Miss LYON bei A. laevis auch wohl an der Unterseite des Thallus.

Im Gegensatz zu den übrigen Lebermoosen teilt sich aber die primäre Zentralzelle nicht in eine sekundäre Zentralzelle und in eine Halskanalmutterzelle, sondern diese Halskanalmutterzelle wird von der Deckelzelle gebildet (Fig. 40, 6). Die primäre Zentralzelle teilt sich hier in Eizelle (Fig. 40, 9 E) und Bauchkanalzelle (Fig. 40, 9 B). Die Halskanalmutterzelle wird bei *Anthoceros fusiformis* in 4 Halskanalzellen (Fig. 40, 9 H) und die Deckelzelle in 2 oder vielfach übers Kreuz in 4 Deckelzellen (Fig. 40, 9 D) zerlegt. Diese Deckelzellen ragen beim reifen Archegon ziemlich weit über die Thallusoberfläche hervor (Fig. 40, 10).

Bei anderen *Anthoceros*-Arten kommen bis 6 Halskanalzellen vor (Fig. 40, 8), während bei *Notothylas* (Fig. 40, 7) ihre Zahl nach Mottier bloß 3 beträgt. Alle Zellen mit Ausnahme der Eizelle verschleimen schließlich, so daß zuletzt das Ei nackt auf dem Boden des Archegons liegt (Fig. 40, 11). Es verschmilzt nun mit einem Spermatozoon, das bei *Anthoceros* denselben Typus wie bei den übrigen Lebermoosen hat, zu einer Zygote (Fig. 40, 12).

Wir sehen also, daß sich das *Anthoceros*-Archegon im Prinzip so wie das der typischen Lebermoose entwickelt, nur daß die Halskanalzelle nicht von der primären Zentralzelle, sondern von der Deckelzelle gebildet wird. Ein Vergleich mit den *Pteridophyten*-Archegonien, wie Campbell will, ist — auch darin muß ich Göbel beistimmen — nicht angebracht, weil bei den Farnen die für die Lebermoose so typischen primären Längswände in der Archegonanlage nicht bestehen, während auch bei den Farnen die Halskanalmutterzelle nicht aus der Deckelzelle hervorgeht.

Schreiten wir also zur Betrachtung der

2x-Generation von Anthoceros.

Nach der Bildung der Zygote löst sich diese nicht, wie bei den Algen, von der x-Generation, sondern keimt innerhalb des Archegons und entwickelt sich dort zur 2x-Generation, zum sogenannten Sporogon.

In der Zygote tritt alsbald eine Längswand auf, welche der Längsachse des Archegons ungefähr parallel verläuft (Fig. 41, 1).

Die nächste Wand steht senkrecht auf der ersten und zerlegt den Embryo in zwei kleine untere und zwei viel größere obere Zellen (Fig. 41, 2). Darauf tritt eine Wand in der Ebene des Papiers auf, wodurch 4 Zellreihen entstehen.

Nach dem Auftreten einer zweiten Querwand (Fig. 41, 3) besteht der Embryo also aus vier Stockwerken von je 4 Zellen, wie der Querschnitt (Fig. 41, 3 B) zeigt. Die nächsten Teilungen sind nun in der oberen großzelligen Etage, aus welcher das eigentliche Sporogon entsteht, sehr regelmäßig, viel weniger in den unteren Etagen, aus welchen der Fuß hervorgeht.

In jedem Quadranten tritt eine Antikline auf, wodurch er in eine viereckige und eine dreieckige Zelle zerlegt wird (Fig. 41, 3 A).

So entstehen 4 viereckige innere und 4 dreieckige äußere Zellen. In den inneren Zellen entstehen nun antikline Wände (Fig. 41, 4 A), wodurch 4 zentrale Zellen gebildet werden, von welchen auf dem Längsschnitt natürlich bloß 2 sichtbar sind (Fig. 41, 5). Diese zentralen Zellen bilden die Columella und nicht, wie bei den anderen Lebermoosen, das Archespor. Dieses entsteht vielmehr aus der äußeren Zellschicht des jungen Archespors, aus dem sogenannten Amphithecium, eine Folge

des Auftretens perikliner Wände, es umgibt kappenförmig die obere Hälfte der Columella, welche inzwischen meistens statt einer vier Zellen hoch geworden ist (Fig. 41, 6).

In den beiden unteren Etagen finden ähnliche Teilungen statt, aber weniger regelmäßig (Fig. 41, 4 B), und die unteren Zellen wachsen zu haustorienartigen Organen (Fig. 41, 5, 6) aus.

Die beiden unteren Etagen der Columella mit den angrenzenden peripheren Zellen werden meristematisch und vermitteln das weitere Wachstum des Sporogons, welches also interkalar stattfindet. Wir können diese Etagen also am besten als Meristemschicht bezeichnen.

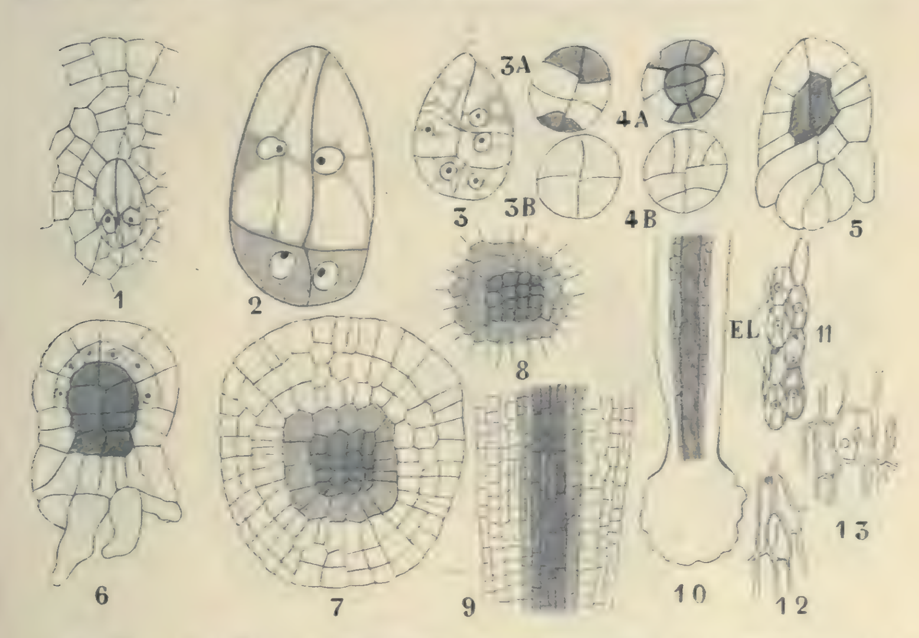


Fig. 41. Anthoceros. Entwickelung der 2x-Generation nach CAMPBELL. 1, 2 A. fusiformis; alle übrigen A. Pearsoni. 1 Zweizelliger Embryo. 2 Vierzelliger Embryo. 3 Längsschnitt eines älteren Embryos. 3 A, 3 B Querschnitte eines Embryos von ungefähr gleichem Alter wie 3. 4 A, 4 B Querschnitte eines etwas älteren Embryos. 5 Längsschnitt eines mit 4 etwa gleichalterigen Embryos. 6 Differenzierung des Archespors. 7 Querschnitt des Sporogons in der Nähe der Basis. 8 Etwas höher hinauf. 9 Längsschnitt in der Nähe der Basis. 10 Gleichfalls, den Fuß zeigend. 11 Teil des Sporogons gerade vor der Isolierung der Sporenmutterzellen. El. Die sterilen Zellen. 12 Junge, 13 erwachsene Spaltöffnung der Sporogonepidermis.

Oberhalb der Meristemschicht liegt also die Theca, unterhalb von ihr der Fuß des Sporogons. In der Theca findet lebhafte Zellteilung statt, die 4 Zellreihen des Endotheciums, welche urspünglich die Columella zusammensetzten, werden durch weitere Teilungen zu 16 Zellreihen (Fig. 41, 7). Das Archespor wird durch weitere perikline Wände in zwei Schichten zerlegt, während die Wand der Theca etwa vierschichtig wird und die äußere Schicht sich zur Epidermis ausbildet. Der Fuß wächst zu einem knolligen Organ an, welches die Theca in der x-Generation befestigt. Die Theca kann nun sehr lang werden, mehrere Centimeter, und zwar ausschließlich infolge Teilung der Meristemschicht. Diese Teilungen korrespondieren vollständig mit denen im jungen Embryo,

so daß durch jene Teilungen einfach Columella, Archespor und Thecawand verlängert werden.

Infolgedessen kann man von unten nach oben fortschreitend auf Querschnitten die fortschreitende Differenzierung studieren, z. B. unten ein einschichtiges Archespor (Fig. 41, 7), höher hinauf ein zweischichtiges (Fig. 41, 8), was selbstverständlich an einem und demselben Längsschnitt (Fig. 41, 9) ersichtlich ist.

Die Zellen des Archespors runden sich nur zum Teil ab und werden zu Sporenmutterzellen, zum Teil bleiben sie steril und bilden eine Art Maschenwerk von Trabekeln, in dem später die Sporen liegen, welches aber schließlich in Elateren auseinanderfällt (Fig. 41, 11).

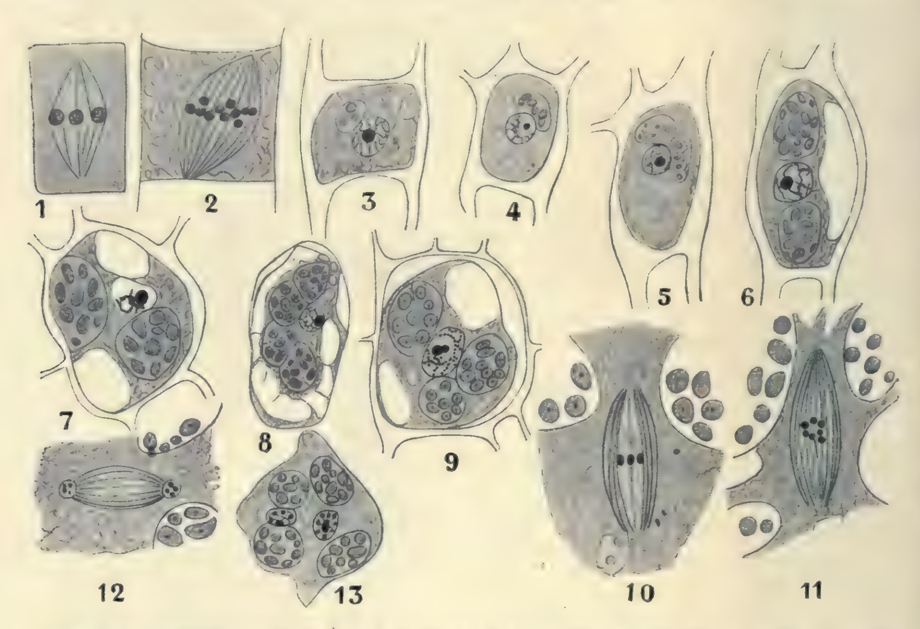


Fig. 42. Sporenbildung bei Anthoceros laevis (nach DAVIS und v. HOOK). 1 Kernteilungsfigur im Antheridium, 4 Chromosomen zeigend. 2 Kernteilungsfigur aus dem Archespor mit 16 Chromosomen, 8 für jeden Nucleus. 3 Sporenmutterzelle, der Chloroplast noch klein mit 3 Stärkekörnern. 4 Idem; er verlängert sich als Vorbereitung zur Teilung. 5 Chromatophor in Teilung. 6 Geteilt. 7 Nucleus in Synapsis. 8 Zweite Teilung des Chromatophors, die Sporenmutterzelle hat nun 4 Chromatophoren. 9 Die reife Sporenmutterzelle mit 4 Chloroplasten, von denen 3 sichtbar. 10—12 Erste Teilung der Sporenmutterzelle, 4 Chromosomen. 13 Die Sporenmutterzelle nach der ersten Teilung.

In der Epidermis der Theca bilden sich alsbald echte Spaltöffnungen aus (Fig. 41, 12, 13). In der 2x-Generation enthalten die Zellen, wie wir schon sahen, je zwei Chromatophoren. Um die Basis der Theca herum befindet sich die röhrenförmige Vaginula, welche hier, wie bei allen Lebermoosen, an der Spitze vom Sporogon durchbrochen wird, so daß letzteres nicht, wie bei den meisten Moosen, von einer Mütze gekrönt wird.

Das Sporogon wächst so lange wie die x-Generation am Leben bleibt, es öffnet sich mittels eines Längsrisses. Dadurch entstehen zwei Klappen, zwischen welchen die pfriemenförmige Columella nach der Aussaat der Sporen bestehen bleibt (vergl. Fig. 36a, S. 62).

Je nachdem die Sporen reifen, verlängert sich die Spalte und damit tun dies auch die Klappen. Beim Ausstreuen der Sporen leisten die Elateren wohl durch Kontraktion ihre Dienste. Bei gewissen *Anthoceros*-Arten entstehen so wie bei vielen anderen Lebermoosen in den Elateren spiralförmige Verdickungsleisten. Sehen wir jetzt einmal, wie die Sporen gebildet werden.

Ihre Entstehung wurde speziell von DAVIS (The Sporemothercell of Anthoceros, Bot. Gaz., Vol. 28, 1899, p. 89—108) untersucht.

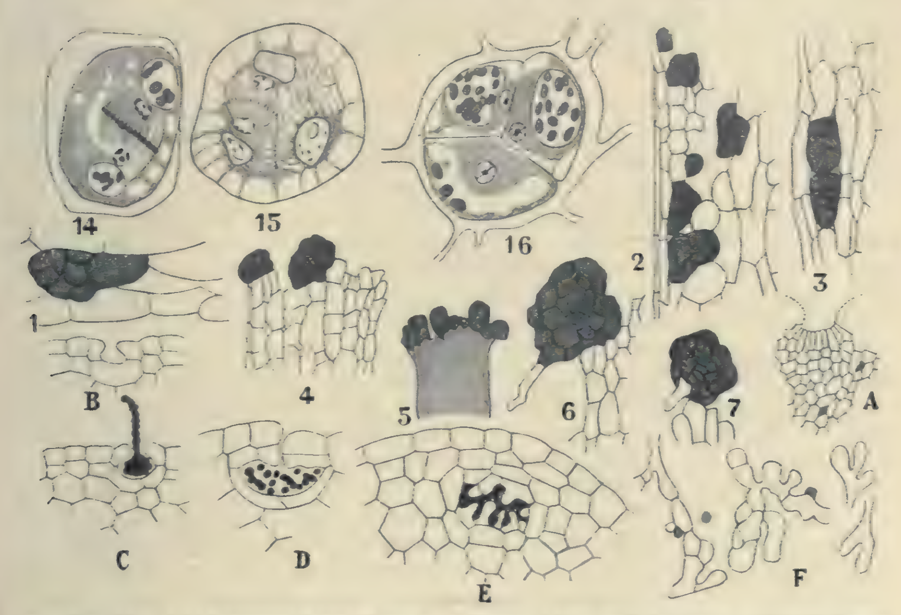


Fig. 43. **Anthoceros laevis** nach v. HOOK, LANG und LEITGEB. 14—16 Sporenbildung. 14 Die zweite Teilung in der Sporenmutterzelle. 15—16 Bildung der Sporen, 3 der 4 vorhandenen sichtbar. 1—7 Aposporie. A—F Eindringen von Nostoc-Fäden in das Thallus. 1 Junges Pflänzchen aus einer einzigen Zelle des Sporogons, nach dem Abziehen der Epidermis entstanden. 2 Längsschnitt des Sporogons, die Abrundung und Teilung von Zellen der 2x-Generation zeigend. 3 Idem; die zwei sich entwickelnden Zellen gehören der subepidermalen Zellschicht an. 4 Längsschnitt durch die Spitze eines Sporogons, zeigend, daß die apospor gebildeten Thalli aus verschiedenen Zellschichten entstehen können. 5 Spitze eines durchschnittenen Sporogons, die apospor gebildeten Thalli zeigend. 6—7 Längsschnitt und Außenansicht aposporer Thalli, welche eben ein Rhizoid bilden. A Epidermiszellen, zur Bildung einer Schleimspalte auseinanderweichend. B Die Schleimspalte im Querschnitt. C Eindringen eines Nostoc-Fadens. D Eingeschlossene Nostoc-Kolonie. E Die Wände der Schleimspalte bilden Haare. F Die Haare stärker vergrößert.

Die Teilung bietet nichts Besonderes, die erste ist die Reduktionsteilung; die Sporenmutterzelle ist also Gonotokont geworden. Bevor diese Teilung stattfindet, ist schon dafür gesorgt worden, daß durch Teilung des ursprünglich einzigen Chloroplasten deren 4 gebildet werden, so daß jede Spore einen erhält.

Bisweilen kommt bei *Anthoceros* Aposporie vor, d. h. die 2x-Generation kann einen Gametophyten bilden, ohne Sporen entstehen zu lassen. In solchen Fällen muß also irgend eine vegetative Zelle Gonotokont geworden sein, oder aber es bleibt der 2x-Zustand während des Gametophytenstadiums bestehen. Wie dies bei *Anthoceros* ist, wurde

noch nicht cytologisch untersucht. Eine solche vegetative Rückkehr vom Sporophyten zum Gametophyten ist zuerst bei Moosen bekannt geworden durch Protonemabildung aus dem Sporogon, dann bei Farnen. Bei Moosen wurde sie durch PRINGSHEIM und STAHL veranlaßt durch das Zerschneiden des Sporogons, und dieselbe Methode versuchte nun LANG in Peradenyia mit einem dort wachsenden Lebermoos.

Es stellte sich dabei heraus, daß an solchen abgeschnittenen Sporogonstücken die meisten Zellen absterben, andere aber sich bloß abrunden. Noch andere teilen sich, wie Fig. 43, 1—7 zeigt.

Daß diese Neubildungen Gametophyten sind, geht nach LANG aus dem Umstande hervor, daß sie Rhizoiden bilden (Fig. 43, 6, 7), was der Sporophyt nie tut.

Das scheint mir in der Tat ein wichtiges Argument, aber doch bleibt es schade, daß man die Züchtung nicht weiter fortsetzen konnte, da jetzt die Möglichkeit, daß eine bloß vegetative Vermehrung der 2x-Generation vorlag, nicht ausgeschlossen ist.

In bezug auf die übrigen *Anthoceroteen* können wir kurz sein; sie kommen in allen wichtigen Punkten mit *Anthoceros* überein; abgesehen von dem neuen Genus *Megaceros* sind es *Dendroceros* und *Notothylas*. Zwar meinte LEITGEB, daß *Notothylas* einen Uebergang zu den *Jungermannieen* bildete, indem er Sporogone von *Nothotylas* untersuchte, welche auch sporogenes Gewebe aus dem Endothecium bildeten, eine Beobachtung, welche später von LANG an *N. Breutelii* bestätigt wurde. Aber CAMPBELL wies nach, daß trotzdem *Notothylas* den *Anthoceros*-Typus zeigt, indem meistens das ganze Archespor dem Amphithecium entstammt und dieses Fertilwerden von Columellagewebe wohl nur eine Ausnahme ist.

Werfen wir nun einen Rückblick auf die *Anthoceroteen*, so sehen wir, daß man sie auf Grund ihrer eigentümlichen Chromatophoren am besten an Algen aus der Gruppe der *Coleochaetaceen* würde anschließen können, daß dieser Anschluß aber deswegen nicht wohl möglich ist, weil sich die Geschlechtsorgane von *Anthoceros* nicht ohne weiteres von denen von *Coleochaete* ableiten lassen.

Was die Stellung der *Anthoceroteen* betrifft, so haben wir es offenbar mit Lebermoosen zu tun, die aber durch die lange Lebensdauer ihrer 2x-Generation bedeutend von den übrigen Lebermoosen abweichen.

Das primitivste Lebermoos in bezug auf die Struktur seiner Chromatophoren, ist *Anthoceros* zu gleicher Zeit das höchste in bezug auf seine 2x-Generation, und es weicht durch die eingesenkten Geschlechtsorgane von allen übrigen Lebermoosen ab. Ihm und seinen Verwandten ist also eine isolierte Stellung anzuweisen. Meiner Ansicht nach bildet *Anthoceros* das Ende einer Entwickelungsreihe und hat nach oben hin keinen Anschluß. Der Meinung CAMPBELLS, der auf Grund der Struktur der Archegonien von ihm die diploiden Archegoniaten abzuleiten geneigt ist, kann ich, wie oben auseinandergesetzt, nicht beistimmen.

Jedenfalls hat *Anthoceros* eine sehr hoch entwickelte 2x-Generation und kann uns also bei der Suche nach einer sehr niedrigen Archegoniate nicht behilflich sein. Sehen wir also einmal, ob wir irgendwo anders glücklicher sind.

Sechste Vorlesung.

Die Hepaticae.

II. Riccia, das Lebermoos mit der einfachsten 2x-Generation.

Die *Ricciaceae* sind Lebermoose, welche an feuchten Stellen auf dem Lande oder flutend auf dem Wasser vorkommen, d. h. es gibt Arten, welche ausschließlich das Land bewohnen, andere, von denen eine Land- und eine Wasserform bekannt ist.

Es werden unter den *Ricciaceae* meistens die Genera *Tesselina*, *Riccia* und *Ricciocarpus* unterschieden, von denen letzteres einen komplizierteren Thallusbau als *Riccia* aufzuweisen hat.

Von diesem *Ricciocarpus* war nur eine Art, die kosmopolitische *R. natans*, bekannt, welche ausschließlich auf dem Wasser flutend gefunden wurde. Lewis (The embryology and development of *Riccia lutescens* and *Riccia crystallina*, Bot. Gaz., Vol. 41, 1906, p. 109—138) wies aber nach, daß *Ricciocarpus natans* bisweilen eine Landform bildet, welche bisher als *Riccia lutescens* beschrieben war. Seiner Meinung nach ist denn auch der kompliziertere Thallusbau von *Ricciocarpus* bloß die Folge des Wasserlebens. Dafür spricht gewiß der Umstand, daß auch bei zweifellosen *Riccien* die Wasserformen öfters komplizierter sind als die Landformen. So ist der Thallus von *Riccia fluitans* (die Wasserform von *R. canaliculata*) komplizierter gebaut als der Thallus von der ausschließlich das Land bewohnenden *Riccia glauca*. Lewis schließt daraus, daß die ältere Auffassung, nach welcher es außer *Tesselina* nur noch ein *Ricciaceen*-Genus, nämlich *Riccia* gibt, richtig ist.

Wie dem auch sein mag, auf jeden Fall ist dann *R. natans* die höhere Art, welche durch die Anwesenheit von Atmungshöhlen in ihrem Thallus den Uebergang zu *Tesselina* bildet.

Betrachten wir zunächst den Bau der x-Generation.

Machen wir einen Querschnitt durch den Thallus von *Riccia glauca*, so sehen wir an der Unterseite ein parenchymatisches Gewebe (Fig. 44), das, trotzdem es farblos ist, viel Stärke enthält. An der Unterseite befindet sich die sogenannte Rindenschicht, welche Rhizoiden bildet, und überdies flache Zellplatten, die sogenannten Bauchschuppen. Auf unserem Querschnitt sind letztere nicht getroffen, so daß wir bloß die Rhizoiden sehen. Von dem parenchymatischen, farblosen Basalgewebe streben

chlorophyllreiche Zellfäden empor, welche nicht aneinander schließen, deren Endzellen angeschwollen und farblos sind und zusammen eine locker gefügte epidermisartige Schicht bilden.

Bei *Riccia fluitans* hingegen (Fig. 44) werden keine Zellfäden, sondern Zellplatten gebildet, welche zusammen echte Luftkammern bilden und oben dadurch geschlossen werden, daß die oberen Zellen einer Trennungswand zwischen zwei Kammern sich radiär teilen und so die Luftkammern überwölben. Es werden hier sogar Stomata angelegt, welche aber durch das starke Oberflächenwachstum des Thallus bald geschlossen werden.

Riccia crystallina kann in seinem Thallusbau als eine Zwischenform zwischen *R. glauca* und *R. fluitans* gelten. Es werden nämlich bei ihr Luftkammern, etwa in der Breite wie bei *R. fluitans* gebildet, die oberen

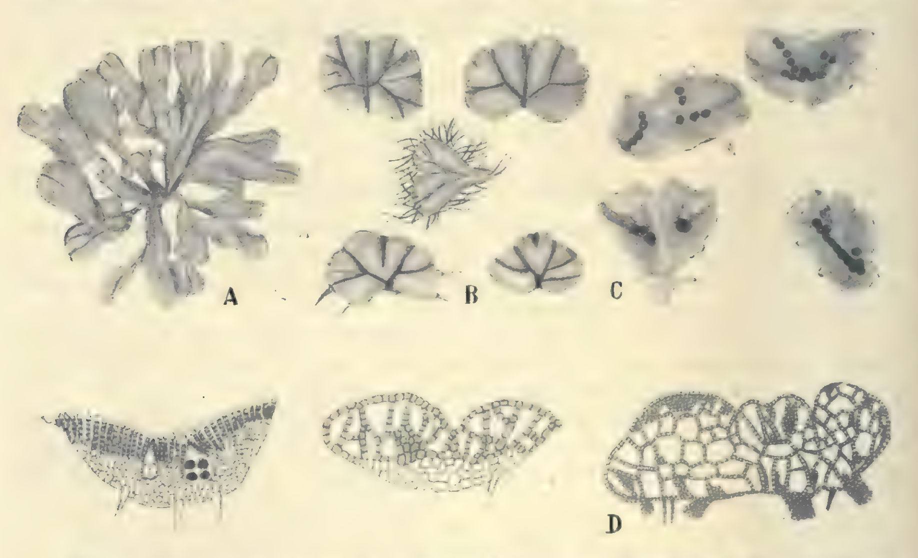


Fig. 44. I Riccia natans A—C nach Lewis; die übrigen nach Karl Müller. A Habitus der Landform von Riccia natans, bis vor kurzem als Riccia lutescens bekannt. B Die Wasserform von R. natans. C Pflanzen in Alkohol entfärbt, die 2 x-Generationen (Sporogone) im Innern des Gewebes der x-Generation verborgen, schimmern jetzt durch. D Querschnitt durch den Thallus. II Riccia glauca Thallusquerschnitt. III R. fluitans Thallusquerschnitt.

Zellen der Trennungswände teilen sich aber nicht radial, so daß die Luftkammern nicht überwölbt werden. Infolgedessen ist *R. crystallina* von oben betrachtet grubig.

Bei *Riccia natans* (Fig. 44 D) besteht fast der ganze Thallus aus Luftkammern, deren Wände einschichtig sind. Sie bildet überdies sehr deutliche Atemöffnungen (Fig. 44 D, rechts oben), hat also den kompliziertesten Thallusbau aufzuweisen.

Sehen wir jetzt einmal, wie ein *Riccia*-Thallus aufgebaut wird.

Die Vegetationspunkte befinden sich in tiefen Gruben am Ende der Mittelrippen der Thalluslappen. Macht man einen Längsschnitt durch einen solchen Vegetationspunkt (Fig. 45, 1), so sieht man eine dreieckige Scheitelzelle (in der Figur dunkel schraffiert) der Unterseite des Thallus genähert. Diese schneidet nach oben und nach unten Segmente ab,

welche alsbald durch eine Querwand in eine innere und eine äußere Zelle zerlegt werden. Die inneren teilen sich weiter und bilden das innere Gewebe des Thallus. Die äußeren Zellen verhalten sich verschieden, je nachdem sie einem dorsalen oder einem ventralen Segment angehören. Die den dorsalen Segmenten angehörigen bilden die Außenschicht des Thallus, aus welcher später die chlorophyllreichen, aufrechten Zellfäden (Fig. 44) hervorgehen, sowie die Geschlechtsorgane. Die den ventralen Segmenten angehörigen bilden die Bauchschuppen (Fig. 45, 1, unten links, schraffiert) und die Rhizoiden. Es tragen nämlich alle *Riccien* an der Bauchseite plattenförmige Schuppen (Bauchschuppen, Ventralschuppen), welche aber bei *Riccia crystallina* meistens fehlen; bei dieser Art hat nur Göbel sie einmal nachweisen können.

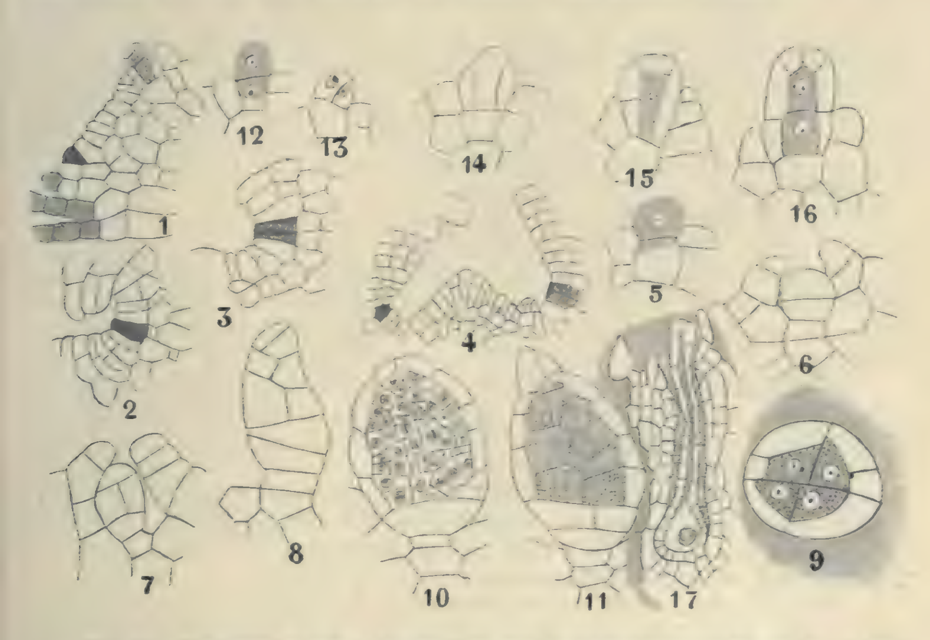


Fig. 45. Thallusaufbau und Antheridien- und Archegonienentwickelung bei Riccia glauca nach Campbell. 1 Längsschnitt des Vegetationspunktes, die Bildung der dorsalen und ventralen Segmente zeigend. 2—3 Tangentialschnitte durch den Vegetationspunkt, die Bildung der lateralen Segmente zeigend. 4 Tangentialschnitt durch den Vegetationspunkt eines sich gabelnden Thallusastes, in den Fig. 1—4 die Scheitelzellen schraffiert, 5—10 Entwickelung der Antheridien, 12—17 die der Archegonien.

Wir sahen schon, daß die Außenzellen der dorsalen Segmente zu Papillen auswachsen, welche bei *R. glauca* die chlorophyllreichen Zellreihen bilden, aus deren Endzellen die lockere Epidermis besteht. Die Bauchschuppen entstehen nun infolge ähnlicher Ausstülpung aus den äußeren Zellen der ventralen Segmente; da diese Ausstülpungen aber zusammenstoßen, entstehen Zellplatten statt isolierter Zellreihen.

Diese Zellreihen, aus denen die Zellplatten zusammengesetzt sind, haben aber keinen genügenden Zusammenhang, um den Spannungen zu widerstehen, welche infolge des Breitenwachstums des Thallus in ihnen auftreten. Macht man nämlich einen Schnitt der Oberfläche des Thallus parallel (Fig. 45, 2, 3), so sieht man, daß die Scheitelzelle nicht nur

ventrale und dorsale, sondern auch laterale Segmente bildet, wodurch der Thallus natürlich in die Breite wächst.

Da nun die Bauchschuppen dem dadurch verursachten Zug nicht gewachsen sind, zerreißen sie in der Mittellinie und es entstehen zwei Reihen von Bauchschuppen. Später vertrocknen sie aber, so daß man die Schuppen meistens nur in der Nähe des Vegetationspunktes auffinden kann. Ganz in deren Nähe sind die Schuppen nach vorn gerichtet, biegen sich aufwärts und gewähren also dem Vegetationspunkte gewissen Schutz. Wir haben also gesehen, daß bei den *Riccien* der Thallusaufbau ziemlich kompliziert ist und, von *R. glauca* ausgehend, bis zu *R. natans* allmählich, aber fortwährend komplizierter wird.

Die x-Generation der *Riccien* ist demnach durch die Differenzierung in ein assimilierendes und ein Substanz speicherndes Gewebe, als auch durch die Bildung von Bauchschuppen bedeutend komplizierter als die der *Anthocerotales.*

Riccia bildet also an der Unterseite eines meistens zur Speicherung von Reservesubstanz ausgebildeten Gewebes Bauchschuppen und Rhizoiden, an seiner Oberseite Assimilationsgewebe und Geschlechtsorgane. Letztere bleiben also noch zu besprechen.

Für die Entwickelung der Antheridien sei auf Fig. 45, 5—12 verwiesen. Das Antheridienprimordium (Fig. 45, 5) wird, wie bei allen typischen Lebermoosen zunächst durch Querwände in verschiedene Stockwerke zerlegt (Fig. 45, 6—7). Die Zahl der so gebildeten Querscheiben ist sehr variabel, und die Teilungen sind überhaupt unregelmäßig.

In den mittleren Etagen treten alsbald gekreuzte Quadrantenwände auf (Fig. 45, 7, 8, 9), und bald werden auch perikline Wände gebildet (Fig. 9, 10, 11), wodurch die Wand des Antheridiums von den fertilen zentralen Zellen getrennt wird.

Die untere (Fig. 45, 10) oder die beiden unteren (Fig. 45, 11) Etagen bleiben steril und bilden den kurzen Stiel des Antheridiums. Bisweilen fand Campbell merkwürdig regelmäßige Segmentbildung (Fig. 45, 8, 11), welche stark an die des Moosantheridiums erinnert.

Die zentralen Zellen, welche also (Fig. 45, 9) in 4 Reihen vorhanden sind, teilen sich bald nachher durch Quer- und Längswände in einen Komplex von spermatogenen Zellen (Fig. 45, 10, 11), welche die, hier sehr kleinen, Spermatozoen bilden.

Da das Thallusgewebe infolge der Bildung der Assimilationsfäden um die Antheridien herum emporwächst, werden letztere schon bald in das Gewebe versenkt (Fig. 45, 7) und zeigen also, auf welche Weise eingesenkte Antheridien, wie wir sie bei *Antheroceros* kennen lernten, entstehen können. Auch bei *Riccia* ist infolge dieser Versenkung äußerlich nichts von den Antheridien zu sehen, diese sind vielmehr nur auf Schnitten zu entdecken.

Auch die Entwickelung der Archegonien bietet nichts Besonderes. Sie geschieht nach dem typischen Lebermoosarchegonienschema, wie wir dies früher bei dem Vergleich von *Anthoceros* mit den übrigen Lebermoosen kennen gelernt haben; es genügt also wohl hier, in Fig. 45, 13—16 die ersten Entwickelungsstadien abzubilden. In Fig. 45, 16 ist der Deckel schon durch gekreuzte Wände (von denen eine in der Ebene des Papiers und also nicht sichtbar) in 4 Zellen zerlegt, und die Teilung in Halskanalzellmutterzelle und Eimutterzelle schon eingetreten. Die obere

der beiden zentralen Zellen wird sich also noch in 4 Halskanalzellen, die untere in Bauchkanalzelle und Eizelle teilen.

Infolge des Emporwachsens der Assimilationsfäden werden die Archegonien sowie die Antheridien in den Thallus versenkt. schließlich (Fig. 45, 17) ragt nur noch die Spitze des Halses ein wenig über den Thallus hervor.

Bei *Riccia natans* stehen die Archegonien und Antheridien in regelmäßigen Reihen in der dorsalen Grube des Thallus (Fig. 46, 1—4); sie entwickeln sich in derselben Weise wie bei *R. glauca*. Das Ei (Fig. 46, 5) ist reich an stärkehaltigen Leukoplasten. Der Spermakern verschmilzt mit dem Eikern (Fig. 46, 5, 6), wobei der erstere in den letzteren eindringt. Die erste Wand in der Zygote steht quer (Fig. 45, 7) oder

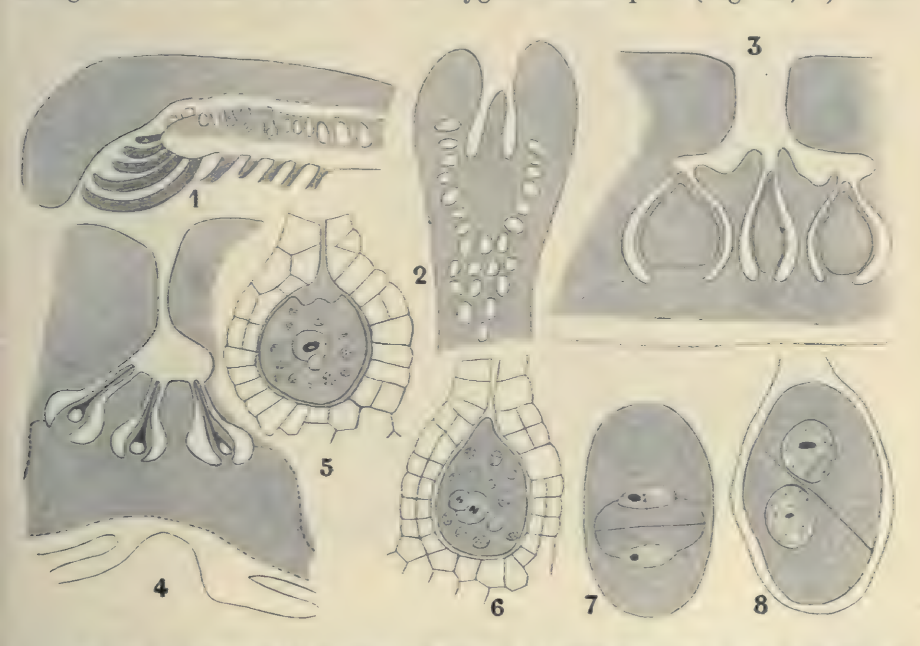


Fig. 46. Riccia natans nach GARBER. 1 Längsschnitt durch den Thallus, die Archegonien der Spitze genähert, weiter nach hinten die Antheridien. 2 Thalluslappen mit Geschlechtsorganen von unten betrachtet. 3 Querschnitt durch die Antheridienzone. 4 Querschnitt durch die Archegonienzone. 5—6 Verschmelzung von Ei und Spermakern. 7—8 Erste Teilung in der Zygote.

schief (Fig. 45, 8), meistens ersteres, — dadurch wird eine epibasale und eine hypobasale Zelle gebildet.

Die nächste Wand entsteht, je nach Umständen, in der hypobasalen oder in der epibasalen Zelle und kann senkrecht zu der ersteren stehen (Fig. 47, 9) oder parellel zu ihr verlaufen (Fig. 47, 10). Auf jeden Fall wird der Embryo so 4-zellig; im ersteren Falle sind die Zellen übers Kreuz gelagert, im zweiten liegen sie in einer Reihe.

Darauf treten Teilungen in allen Richtungen auf, wodurch etwa 30—40 Zellen entstehen (Fig. 47, 11), von denen die peripher gelegenen die einschichtige Wand des Sporogons bilden (Fig. 47, 12).

Weitere Teilungen bewirken, daß etwa 400 Sporenmutterzellen entstehen. Bis zu diesem Augenblick ist die 2x-Generation eine solide

Masse, dann aber erweitert sich die Wand des Archegons sowie des Sporogons; und die Sporenmutterzellen können sich abrunden (Fig. 47, 14, 15). Die umliegenden Gewebe senden nun offenbar auf diesem Stadium viel Nährstoffe in das Sporogon hinein, welche die Räume zwischen den Sporenmutterzellen ausfüllen (Fig. 47, 15) und sie in den Stand setzen, schnell zu wachsen. Der größte Teil dieser Nahrung wird von den Sporenmutterzellen aufgesogen, welche jetzt sehr an Größe zugenommen haben, wieder das Sporogon ganz ausfüllen (Fig. 47, 16) und zur Tetradenteilung übergehen. Nachdem die Sporentetraden gebildet sind, bleiben die Reste der Nahrungsmasse als dünne Platten zwischen den Tetraden sichtbar (Fig. 47, 16).

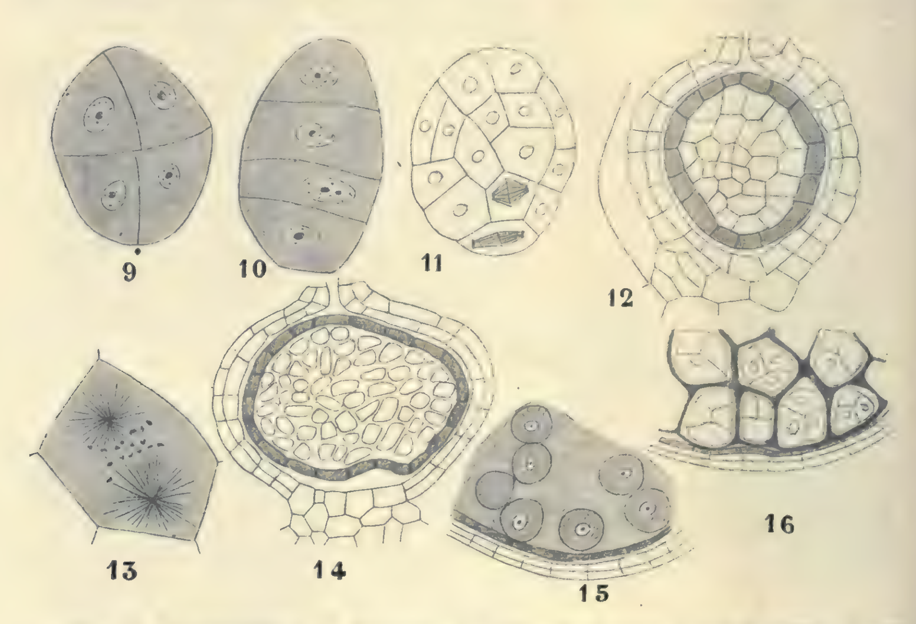


Fig. 47. Entwickelung des Sporogons bei Riccia natans nach GARBER. 9—10 Längsschnitte junger Embryonen. 11 Aelteres Stadium. 12 Bildung der einschichtigen Wand (schraffiert). 13 Teilung einer Zelle der 2x-Generation mit 8 Chromosomen. 14 Loslösung der Sporenmutterzellen. 15 Abrundung derselben. 16 Tetradenteilung in den verwachsenen und infolgedessen wieder aneinanderschließenden Sporenmutterzellen.

Die 2x-Generation von *Riccia* ist also denkbar einfachst gebaut, alle Zellen mit Ausnahme der Wand werden zu Gonotokonten, von Elateren oder Elaterenträgern findet sich keine Spur, ebensowenig kommt es zur Bildung eines Fußes oder zur Differenzierung des Sporogons in Kapsel und Stiel.

Riccia steht also in der Ausbildung seiner 2x-Generation auf sehr niedriger Stufe, in dieser Hinsicht etwa mit gewissen Coleochaeten vergleichbar.

Die 2x-Generation von *Riccia natans* hat 8, die x-Generation 4 Chromosomen.

Die Entwickelung der *Riccia*-Sporen ist vor kurzem (Annals of Botany July 1906) von BEER in seinem Artikel „On the development of the spores of *Riccia glauca*" sorgfältig beschrieben worden.

Aus diesen Untersuchungen geht hervor, daß die ursprüngliche Membran der Sporenmutterzellen (Fig. 48, 1) äußerst dünn ist. Dieser dünnen Membran werden an der Innenseite (Fig. 48, 2) sekundäre und später tertiäre Verdichtungsschichten aufgelegt, welche Pektose-Zellulose-Reaktion geben.

Die 3 Membranen liegen nun so dicht aufeinander, daß man sie in normalen Fällen kaum sieht, alsbald aber kontrahiert sich das Plasma, welchem die innere (tertiäre) Membran eng angeschmiegt bleibt. Dabei wird aber die sekundäre Membran oft fädig ausgezogen, und da die primäre Membran ihre ursprüngliche Lage behält, so sind nun die 3 Membranen, die dritte und erste heil, die zweite fädig zerstört, leicht zu sehen (Fig. 48, 3). In den meisten Fällen aber bleibt auch die sekundäre

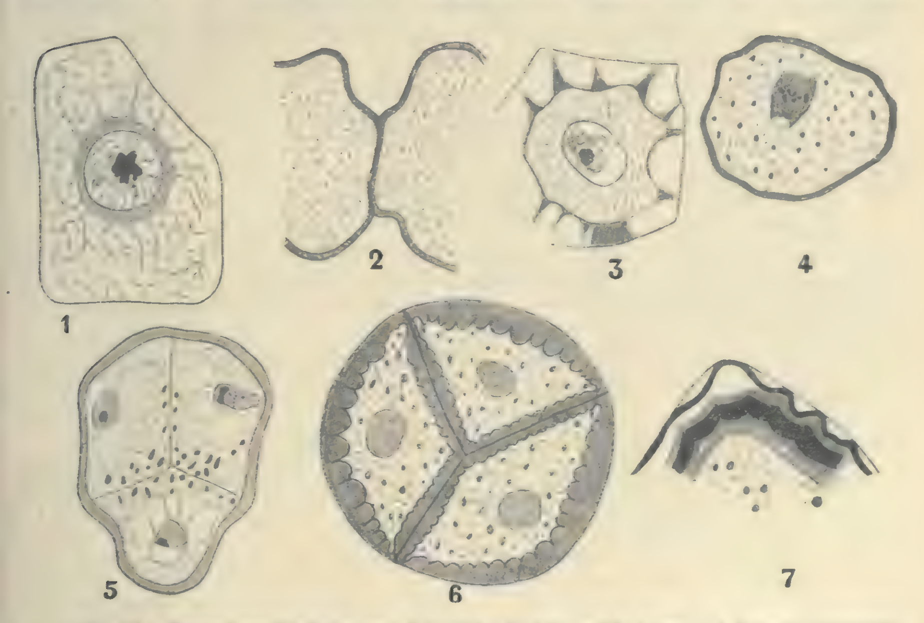


Fig. 48. Sporenentwickelung von Riccia glauca nach BEER. 1 Sporenmutterzelle mit dünner Membran. 2—3 Bildung der sekundären und tertiären Verdickungsmembran. 4 Abgerundete Sporenmutterzelle mit 2 Membranen. 5 Junge Sporen noch in der Tetrade mit sehr dünnen Membranen. 6 Bildung der dicken papillösen Zelluloseschicht im Innern der ersten Membran der Sporen. 7 Wand der fertigen Spore. Außen die primäre Membran, dann die runzelige Zelluloseschicht der Fig. 6, welche sich abgehoben hat, dann die dreischichtige tertiäre Membran und ganz innen das Endospor.

Membran dem kontrahierten Protoplasten angeschmiegt, so daß die abgerundeten Sporenmutterenergiden von 2 Membranen eingehüllt sind (Fig. 48, 4).

Auch die jungen Sporen sind anfänglich (Fig. 48, 5) nur durch sehr dünne Membranen getrennt. Bald aber wird an der Innenseite der primären Membran eine dicke Zelluloseschicht aufgelagert (Fig. 48, 6), welche an ihrer Innenseite papillös ist.

An der Innenseite dieser Zelluloseschicht erscheint später eine dünne cuticularisierte Membran, von welcher BEER nicht feststellen konnte, ob sie vom Plasma gebildet wird oder ein Kondensationsprodukt der Innenseite der Zelluloseschicht ist.

Innerhalb dieser Schicht wird später eine dritte, ebenfalls cuticularisierte Schicht gebildet, welche zunächst homogen erscheint, später aber zeigt sich, daß sie aus einer äußeren, locker geschichteten, und aus einer inneren, dunkel gefärbten, dicht geschichteten Platte besteht. Innerhalb dieser entsteht schließlich noch ein Endosporium (Fig. 48, 7), welches Pektose- und Zellulosereaktionen gibt.

Die Spore ist also von einem einschichtigen Endospor und einem dreischichtigen Exospor umhüllt; die innere Schicht des Exospors ist aber selber wieder dreischichtig. Die Sporen sind also sorgfältig geschützt.

Summa summarum hat demnach *Riccia* eine so einfache 2x-Generation, wie man es sich bei einem landbewohnenden Organismus nur denken kann. Teilt sich doch die Zygote in eine Anzahl gleichwertiger Zellen, welche alle, mit Ausnahme der peripheren Schicht, die sich zu einer schützenden Hülle ausbildet, fertil werden.

Entständen in diesen Sporenmutterzellen statt unbeweglicher Sporen Schwärmer, so hätten wir einen Fall, kaum höher als der von *Coleochaete*. *Riccia* ist denn auch, was ihre 2x-Generation betrifft, das einfachste bekannte Lebermoos, aber ihre x-Generation ist zu sehr differenziert, um sie für ein sehr primitives Lebermoos halten zu können.

In dieser Hinsicht ist *Sphaerocarpus* viel primitiver, und da auch die 2x-Generation von *Sphaerocarpus* noch sehr einfach ist, können wir dieses Genus als das einfachste bekannte Lebermoos auffassen.

Siebente Vorlesung.

Die Hepaticae.

III. Sphaerocarpus, das einfachste bekannte Lebermoos, und die Einteilung der Hepaticae.

Von *Sphaerocarpus* kommen 5 nahe verwandte Arten auf feuchtem sandigen Boden in Europa, Nordamerika und Chile vor.

Das Genus *Sphaerocarpus* wurde zuerst von MICHELI aufgestellt (Nov. gener. tab. 3). Nachher, bis zu BISCHOFFS Beobachtungen über *Sphaerocarpus Michelii* (Nova acta Physicomedica, Acad. Ces. Leop. Carol. Natur. Curios., Vol. 13, 1827) wurde das Pflänzchen von niemandem genauer untersucht.

Unsere erste genauere Kenntnis beruht denn auch auf der obengenannten BISCHOFFschen Untersuchung, der von ALEXANDER BRAUN 1826 und 1827 in der Nähe von Karlsruhe gesammeltes Material zugrunde lag. Dort wuchs es in einem Weinberge massenhaft mit *Riccia glauca* und *Phascum cuspidatum* zusammen, so daß der Boden stellenweise wie von einem grünen Schimmer bedeckt war. BISCHOFF gibt nun folgende Beschreibung:

„Aus einem freudig grünen, 3—4 Linien großen, laubartigen, schwach gelappten oder nur ausgerandeten Thallus (Fig. 49, 4) erheben sich Häufchen grüner, birnenförmiger Röhrchen, von denen die größten kaum 1 Linie hoch sind. Sie stehen gewöhnlich dicht gedrängt und bedecken den Thallus in solcher Weise, daß höchstens der aufgekrümmte Rand desselben zu sehen ist. Diese Röhrchen sind von sehr verschiedener Größe, da zwischen den alten fortwährend neue entstehen. Die Oeffnung an der Spitze nimmt mit dem Alter an Größe zu. Innerhalb jener Hüllen befinden sich die Früchte oder in jungem Zustande die Archegonien (damals Germen genannt).“ Weiter beschreibt BISCHOFF „Brutkörner“. Davon sagt er:

„Inwieweit sie mit den Antheren, welche derselbe Schriftsteller (HOOKER) bei mehreren laubartigen *Jungermannien*, namentlich bei *J. epiphylla* angibt, übereinstimmen, wage ich nicht zu entscheiden, da mir noch keine Beobachtungen über die wahre Funktion weder jener sogenannten Antheren noch dieser vermeintlichen Brutkörner bekannt sind.“

Auf meine Bitte hin hat Dr. JONGMANS das reichliche Material des Rijksherbarium in Leiden daraufhin untersucht, ohne Brutkörner zu finden.

LEITGEB hat denn auch schon angegeben, daß die BISCHOFFschen Brutkörner nicht existieren und daß wohl eine Verwechselung stattgefunden hat mit im Laube zurückgebliebenen Sporogonstielteilen.

Nach BISCHOFF wurde *Sphaerocarpus* zumal von CAMPBELL untersucht, und zwar an *S. californicus* und *S. cristatus*, welche aber so nahe mit *S. terrestris* verwandt sind, daß man sie vielfach als bloße Varietäten derselben betrachtet.

Nähere Untersuchung zeigt nun zunächst, daß bei ihr männliche und weibliche Pflanzen vorkommen.

Die männlichen sind sehr klein, oft weniger als 1 mm im Durchschnitt, und purpurfarbig, so daß sie leicht übersehen werden können.

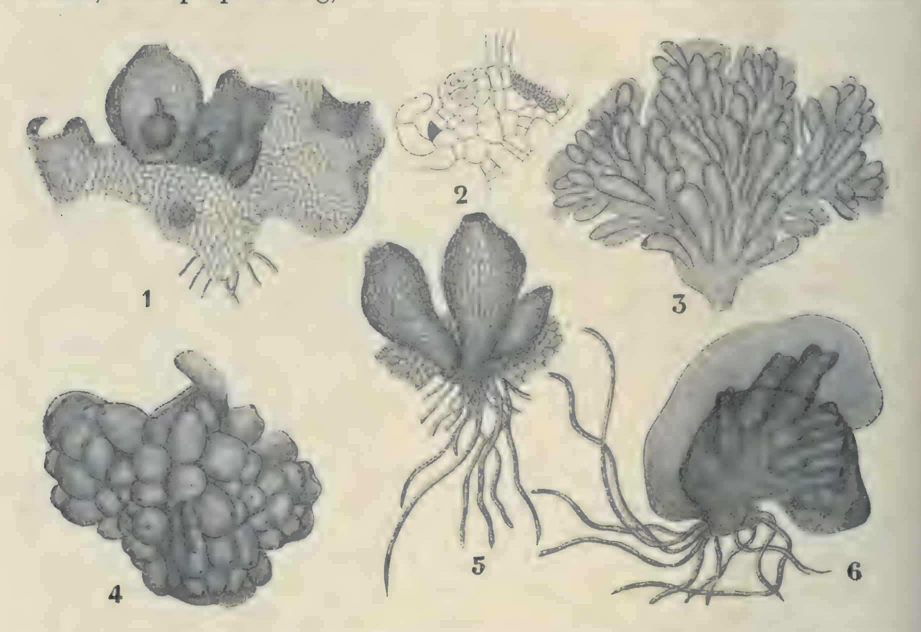


Fig. 49. Sphaerocarpus terrestris nach BISCHOFF, GÖBEL und CAMPBELL. 1 Stück eines Thallus mit einigen halbreifen Sporogonien und deren Hüllen. 2 Längsschnitt eines Vegetationspunktes, die Scheitelzelle schraffiert. 3, 4 Weibliche Pflanzen dicht mit Archegonien und deren Hüllen bedeckt. 5 Ein Teil einer weiblichen Pflanze stärker vergrößert. 6 Männliche Pflanze, die Hüllen der Antheridien zeigend.

Sowohl der Thallus der weiblichen, wie der der männlichen Pflanze besitzt einen Mittelnerven, der allmählich beiderseits in breite, einschichtige Flügel ausläuft, welche flach abstehen oder bei den männlichen Pflanzen (Fig. 49, 6) aufwärts gebogen sind und so die Antheridien schützen.

Rhizoiden werden an der Unterseite gebildet (Fig. 49, 5, 6).

An der Vorderseite der breiten Mittelrippe liegen eine Anzahl von Vegetationspunkten, welche durch Dichotomie der ursprünglichen Scheitelzelle entstanden sind.

Diese Scheitelzellen schneiden wie bei *Riccia* dorsale und ventrale Segmente ab (Fig. 49, 2), und ebenso wie bei *Riccia* bilden auch hier die äußeren Zellen der Dorsalsegmente die Geschlechtsorgane. Aus den ventralen Segmenten aber entstehen nicht, wie bei *Riccia*, Ventralschuppen, sondern Schleimhaare.

Das Archegonium ist insofern von dem der anderen Lebermoose verschieden, als die Stielzelle sich noch einmal teilt. Das Archegoniumprimordium ist hier nämlich sehr lang und teilt sich zunächst durch eine Querwand in eine Archegoniummutterzelle und eine Stielzelle (Fig. 45, 12), darauf teilt sich die Stielzelle nochmals durch eine Querwand, wird also zweizellig; letztere Teilung nun unterbleibt bei den anderen Lebermoosen.

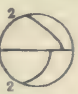
Um die Archegonien herum wachsen Hüllen empor, welche wohl den Assimilationsfäden von *Riccia* homolog sind, nur daß sie hier auf die nächste Nähe der Archegonien beschränkt sind, sich aber doch über den ganzen Thallus erstrecken.

Die Antheridien nehmen zwischen den zwei Haupttypen der Lebermoos-Antheridien eine Mittelstelle ein. Es lassen sich nämlich bei den Lebermoosen zwei Antheridientypen unterscheiden.

I. Der keulenförmige Typus der *Marchantiales*.

Bei ihm wird die Antheridiumanlage, wie wir das bei *Riccia* sahen. in eine Anzahl von Querscheiben zerlegt (Fig. 45, 7). Aus der unteren von ihnen entsteht der Stiel. Jede der Scheiben teilt sich darauf in Quadranten, und diese werden durch Periklinen in Wand- und Zentralzellen zerlegt (Fig. 45, 9). Die Wand entsteht also verhältnismäßig spät, wir haben es demnach mit einem primitiven Typus zu tun.

II. Der kugelige Typus der *Jungermanniales*.

Das Antheridienprimordium teilt sich zunächst in eine obere Zelle und in eine Stielzelle (Fig. 92 [*Fossombronia*], 4). Die obere Zelle wird darauf durch eine Querwand in 2 Zellen zerlegt (Fig. 92, 5). Von diesen beiden bildet nur die obere den Körper des Antheridiums. Sie teilt sich zunächst durch eine Längswand in 2 Zellen. Von oben sieht sie also so aus:  Danach entstehen zwei schiefe Längswände, wodurch folgende Oberansicht entsteht:  und schließlich treten noch zwei Antiklinen auf, welche die zentralen von den Wandzellen trennen:

Die beiden mit 2 bezeichneten Wände reichten nun nicht bis an die Spitze der Antheridienanlage, so daß, bevor die mit 3 bezeichneten Wände entstehen, noch eine der oberen Wand der Antheridienanlage parallele Wand gebildet und somit die Antheridienwand vollständig wird.

III. Der *Sphaerocarpus*-Typus.

Dieser nimmt in gewissem Sinne eine Mittelstellung ein. Die Mutterzelle des Antheridiums teilt sich nämlich durch 2 Querwände (Fig. 92, [*Fossombronia*] 5). Die so entstandene untere Zelle wird zum Stiel, die beiden oberen werden zu dem eigentlichen Körper des Antheridiums.

Diese beiden teilen sich nun durch Quadrantenwände (Fig. 92, 6, 9), und in den abgeschnittenen Zellen entstehen die die Wandzellen von den Zentralzellen trennenden Antiklinen (Fig. 92, 7, 11). Schließlich wird das Ganze mehr oder weniger kugelig, wie ein *Jungermanniales*-Antheridium. Aehnliche Antheridienentwickelung zeigt *Fossombronia*.

Untenstehende Figuren machen die Entwickelung der Antheridien und Archegonien bei *Sphaerocarpus* nun wohl klar.

In der Zygote entsteht zunächst eine Querwand, welche den Embryo in eine hypobasale und in eine epibasale Zelle teilt; beide Zellen sind etwa gleich groß, aber doch sehr verschieden, da die obere den Kapselteil, die untere den Fußteil des Sporogons bildet.

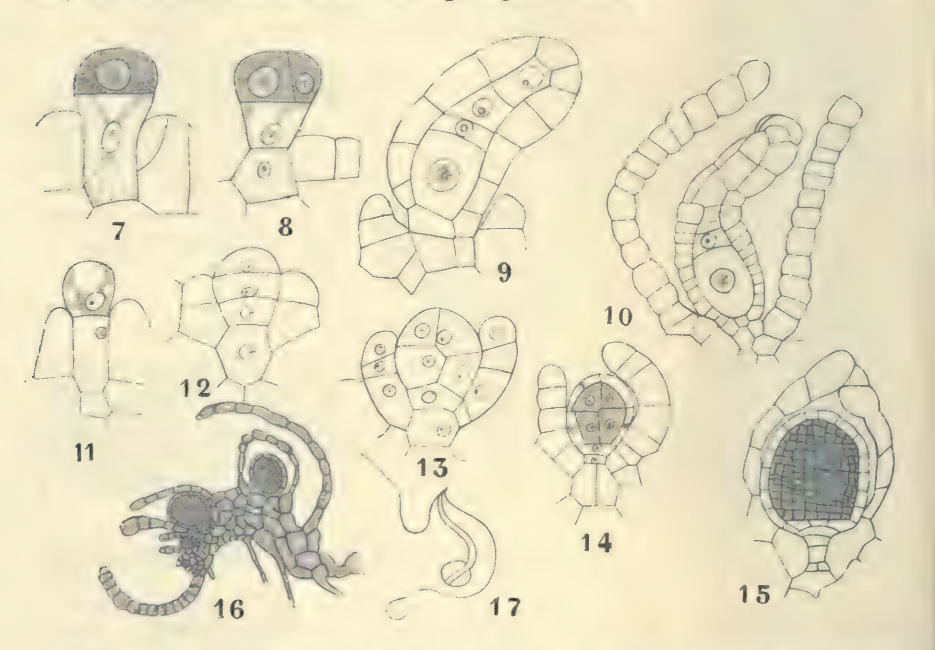


Fig. 50. Sphaerocarpus. Entwickelung der Archegonien und Antheridien nach CAMPBELL. 7—10 Entwickelung des Archegons. 11—15 Entwickelung der Antheridien. 16 Medianer Längsschnitt einer männlichen Pflanze.

Die erste Wand teilt hier also, wie bei den *Marchantiaceen*, den Embryo schon in eine Kapselmutterzelle und in eine Stielmutterzelle, gewiß ein Grund, um *Sphaerocarpus* zu den *Marchantiales* und nicht, wie oft geschieht, zu den *Jungermanniales* zu stellen.

Weitere Teilungen (Fig. 51, 18—20) führen schließlich zur Bildung einer sehr einfachen Kapsel mit einschichtiger Wand (Fig. 51, 23), welche mit Sporenmutterzellen (Fig. 51, 19) gefüllt ist, und zur Entstehung eines kurzen knollenförmigen Fußes (Fig. 51, 19, 23), welcher das Sporogon im Thallus befestigt und ihm die nötige Nahrung zuführt.

Nicht alle Sporenmutterzellen teilen sich aber in Sporentetraden, einige bleiben steril und sorgen mittels ihrer Chloroplasten wohl für die Ernährung der Sporen. Sie sind schließlich noch zwischen den reifen Sporen sichtbar (Fig. 51, 22).

Wir sehen also, daß *Sphaerocarpus* ein sehr einfaches Lebermoos ist, in der Tat das einfachste, welches wir kennen, daß es aber in seiner 2x-Generation höher steht als *Riccia* durch die Differenzierung seiner Sporogone in einen Stielteil und einen Kapselteil, sowie dadurch, daß nicht alle Sporenmutterzellen fertil werden.

Wir müssen uns also vorstellen, daß der Urtypus der Lebermoose einen einfachen, flachen Thallus gehabt hat und eine 2x-Generation etwa wie *Riccia*.

Bevor wir nun erörtern, wie sich von einer solchen hypothetischen Form die übrigen Lebermoose ableiten lassen, müssen wir zunächst einmal sehen, in welche Hauptgruppen wir die Lebermoose einteilen können. Es sind dies:

1) die *Anthocerotales*,
2) die *Marchantiales*,
3) die *Metzgeriales* (*Jungermanniales anakrogynae*),
4) die *Jungermanniales* (*Jungermanniales akrogynae*).

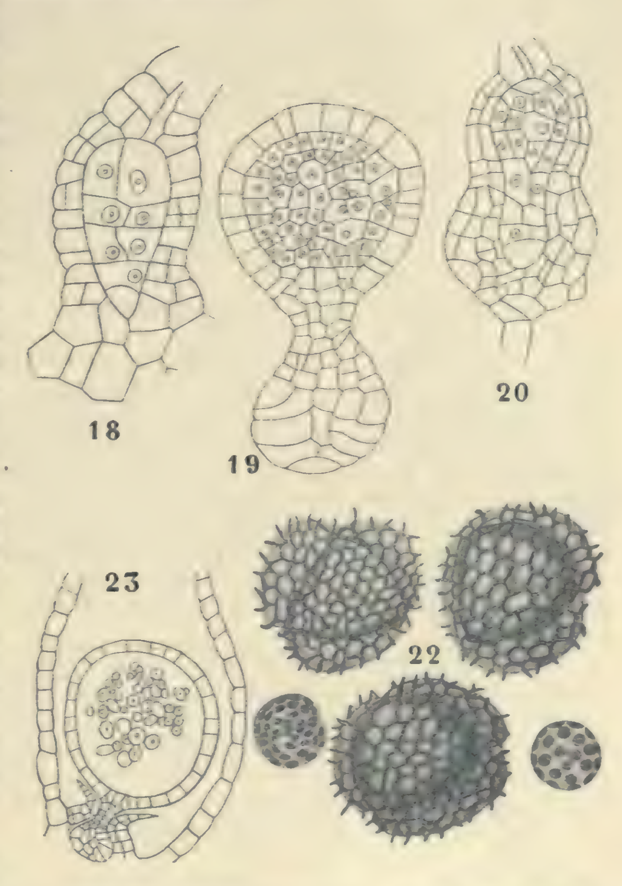


Fig. 51. Sphaerocarpus. Weitere Entwickelung des Sporogons nach CAMPBELL. 18, 20 Längsschnitte durch junge Sporogone, noch in dem Archegonium eingeschlossen, die ersten Differenzierungen in Kapsel und Fuß zeigend. 19 Längsschnitt eines älteren Sporogons, Kapsel und Fußteil sind differenziert, die Kapsel zeigt die einschichtige Wand und ist mit Sporenmutterzellen gefüllt. 23 Längsschnitt einer ein fast reifes Sporogon enthaltenden Hülle, das Sporogon hat die Archegonienwand durchbrochen. 22 Sporen und chlorophyllhaltige sterile Zellen.

Ganz kurz können diese in folgender Weise charakterisiert werden:

I. *Anthocerotales.* Arten mit einfacher, thallöser x-Generation und sehr hoch entwickelter, langlebiger 2x-Generation, welche durch eine basale Wachstumszone interkalar weiterwächst und so während langer Zeit Sporen produziert. Antheridien und Archegonien im Thallus versenkt.

II. *Marchantiales.* Die x-Generation thallös, bei den höheren Formen aber eine weitgehende Differenzierung in einen assimilatorischen und einen Reservestoffe speichernden Teil zeigend. Blattartige Organe in der Form von Bauchschuppen vorhanden. Die 2x-Generation sitzend, in vielen Fällen durch dorsale Gewebewucherungen oder der x-Generation

angehörige Zweige emporgehoben. Bei den niedrigsten Formen sind im Sporogon nur Sporen, bei den höchsten daneben Elateren vorhanden. Die Kapselwand einschichtig. Die Rhizoiden oft mit Vorsprüngen, welche in das Innere hereinragen, versehen, während sie bei den *Metzgeriales* und *Jungermanniales* stets glatt sind.

III. *Metzgeriales.* Die x-Generation meistens thallös, bei einigen Arten jedoch Blattbildung. Archegonien nicht terminal, d. h. die Scheitelzelle wird nie zur Archegonbildung verbraucht; daher der übliche Name *Jungermanniales anakrogynae* für diese Gruppe. Blätter, wenn vorhanden, einfach (im Gegensatz zu zweilappig) angelegt. Sporogon gestielt, lateral oder dorsal, nie terminal. Die Hüllen der Geschlechtsorgane nicht aus Blättern gebildet. Kapselwand mehrschichtig.

IV. *Jungermanniales.* Meistens wird durch Hinzufügung des Wortes *akrogynae* angegeben, daß die Scheitelzelle schließlich zur Archegonbildung verbraucht wird. Die Sporogone terminal am Hauptstengel oder an längeren oder kürzeren Aesten.

Es sind dies typisch foliose Lebermoose mit zylindrischen Stämmchen und 3 Reihen von Blättern, von diesen stehen 2 lateral auf den Flanken des Stengels, die sogenannten Oberblätter, und eine Reihe an der Bauchseite, die sogenannten Amphigastrien.

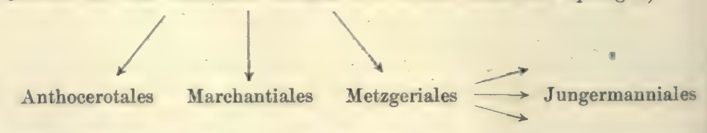
Die Blätter werden zweilappig angelegt, der Unterlappen ist oft umgebogen oder zu einem helmartigen Organ, mit einem Worte zum Lobulus, geworden, der meistens zum Festhalten von Wasser dient. Die Blätter aufeinanderfolgender Insertionen decken sich meistens dachziegelartig. Bedeckt dabei der Vorderrand des älteren Blattes den Hinterrand des nächst jüngeren, so heißen die Blätter oberschlächtig (franz.: incombant), schiebt sich hingegen der Vorderrand des älteren Blattes unter den Hinterrand des nächst jüngeren, so sind die Blätter unterschlächtig (franz.: décombant).

Gewisse reduzierte Formen haben in sterilem Zustande thallöse x-Generationen. Wir können uns nun die drei ersten Reihen monophyletisch aus einer einfachen Urform entstanden denken, die ich *Sphaeroriccia* nennen will, um damit anzudeuten, daß ihr Thallus *Sphaerocarpus*-artig gewesen sein mag, jedoch ohne Hüllen, ihr Sporogon *Riccia*-artig. Die vierte Reihe ist wohl polyphyletisch aus der dritten hervorgegangen.

Wir erhalten also folgendes Schema:

Sphaeroriccia

(Hypothetische Urform mit sehr einfachem Thallus und Riccia-ähnlichem Sporogon)



Die *Anthocerotales* umfassen nur eine Familie, die der *Anthocerotaceae*, welche wir schon besprachen, wir können also jetzt zur Behandlung der *Marchantiales* schreiten.

Achte Vorlesung.

Die Hepaticae.

IV. Die Marchantiales.

Den *Marchantiales* gehören meiner Ansicht nach 3 Familien an, nämlich die *Sphaerocarpaceae*, die *Ricciaceae* und die *Marchantiaceae*.

Fangen wir mit den

Sphaerocarpaceae

an. Es gehören hierher zwei Unterfamilien.

a) die Sphaerocarpeae,

welche wir durch *Sphaerocarpus* schon kennen gelernt haben, und zu welcher SCHIFFNER außer diesem Genus nur noch das mir unbekannte *Thallocarpus* bringt,

b) die Rielleae

enthalten nur ein Genus:

Riella,

das gewiß zu den eigentümlichsten Lebermoosen gehört. Alle Arten dieses Genus sind submerse Wasserpflanzen (Fig. 52, 1), die im Schlamm wurzeln. Der uns nächste Fundort eines Vertreters dieser Gattung war der Genfer See, in dem *Riella Reuteri* lebte; dieser Fundort ist aber durch Ueberbauung verschwunden. Da Bryophyten-Sporen öfters sehr langlebig sind, habe ich versucht, die Pflanze durch Aussaat von Sporen aus dem Leidener Rijksherbarium wiederzuerhalten, was jedoch mißlang.

Die älteste bekannte Art, *R. helicophylla,* kommt in Algerien vor. Mehrere andere Arten finden sich noch im Mittelmeergebiete, nämlich *R. Clausonis* (*R. Parisii* GOTT). *R. Battandieri* mit der Var. *gallica* und *R. Cossoniana*, ebenfalls in Algerien, letztere auch auf den Canarischen Inseln, *R. Notarisii* auf Sardinien, *R. gallica* in Frankreich. Bis vor kurzem waren also alle bekannten Arten mediterran.

Im Jahre 1898 fand aber PAULSEN bei Bockhara in Turkestan (Zentralasien) am Ufer einer Brachwasserpfütze eine neue Art, von PORSILD in Bot. Tidskr. 1902 und Flora 1903 als *R. Paulsenii* beschrieben. Im letztgenannten Jahre beschrieben HOWE und UNDERWOOD (Bull.

Torrey Bot. Club, Vol. 30, p. 214—224) *R. americana* und *R. affinis* aus Texas und S.-Dakota, während ebenfalls in jenem Jahre CAVERS in der Revue bryologique, 1903, p. 81, eine neue Art: *R. capensis* aus Südafrika beschrieb.

So stellte es sich denn heraus, daß *Riella* über die ganze Welt verbreitet ist, denn auch in Australien kommt sie wahrscheinlich vor; als nämlich Prof. KIRK aus Wellington in Neuseeland GÖBELS *Riella*-Kulturen in München sah, erinnerte er sich, eine ähnliche Pflanze, vermutlich eine neue *Riella*-Art, in Neuseeland gesehen zu haben.

Die zuerst bekannt gewordene *Riella*-Art: *R. helicophylla*, wurde als ein aufrecht wachsendes Pflänzchen mit wendeltreppenähnlich gewundenem Flügel abgebildet (Fig. 58, 1). LEITGEB meinte, daß dieser Flügel erst spät gebildet würde und daß sich das Stämmchen vermutlich um die Stengel von Wasserpflanzen schlänge.

Wir wissen jetzt, daß dies nicht der Fall ist, daß die *Riellen* aufrecht wachsen und daß der Flügel meistens nicht schneckenartig gewunden ist.

Ja, man ist sogar so weit gegangen, daß man behauptet hat, es habe auch *R. helicophylla* keine so schön gewundenen Flügel, PORSILD wies aber an Originalmaterial nach, daß die Figur von *R. helicophylla* keineswegs übertrieben ist, und auch MÜLLER kommt zu demselben Resultate. In seiner Bearbeitung der Lebermoose in RABENHORSTS Kryptogamenflora sagt er S. 322:

„MONTAGUE vergleicht in der Originalbeschreibung den Flügel der Pflanze mit einer Wendeltreppe, und das gibt auch LEITGEB an. Die späteren Autoren haben das nie beobachtet, TRABUT, STEPHANI und GÖBEL bestreiten es sogar. Nun ist es richtig, daß das Material der Pflanze, welches den neueren Autoren zur Verfügung stand (von TRABUT gesammelt), die spiralige Anordnung des Flügels nicht zeigt. Es ist aber ebenso unzweifelhaft, daß das Material, welches MONTAGUE vorlag, durchweg einen wendeltreppenartigen Flügel hat, wie ich mich an Originalexemplaren aus dem Herbier Barbey-Boissier überzeugen konnte. Die Originalpflanzen sind ferner größer als die von TRABUT gesammelten. Bei dem üppigen und stärkeren Wachstum des Flügels gegenüber dem Stengel, mußte dieser aus rein mechanischen Gründen eine spiralige Anordnung bekommen, die eine Torsion der Achse der Pflanze veranlaßte, wie an dem Material ebenfalls deutlich zu sehen ist.“

Der Flügel steht lateral und ist meistens nur etwas wellig, wie z. B. bei *R. Paulsenii* (Fig. 52, 2), die Wendeltreppenform entsteht nur, wie oben bemerkt, durch Torsion. Wir können also die *Riellen* als meistens aufrecht im Wasser wachsende, meistens unverzweigte Pflänzchen mit unilateraler Flügelbildung beschreiben, es gibt aber auch Arten, z. B. *R. gallica*, bei denen das Stengelchen am Boden kriecht und verzweigt ist, und wo infolge dieser Lagerung der Flügel aufrecht steht; auch scheint *R. Clausenii* auf dem Wasser umhertreiben zu können, in welchem Falle Rhizoiden fehlen.

Bei den aufrecht wachsenden Arten wächst der Flügel, wie wir sahen, öfters stärker als der Stamm und wird dadurch wellig und in extremen Fällen sogar spiralig.

Am Stämmchen stehen Schuppen, die sogenannten Blättchen, welche wohl als Ventralschuppen zu deuten sind; sie sind aber grün und können sich bei *R. Clausonis* zu Blättern von bedeutender Größe, viel größer als der Flügel, entwickeln (Fig. 55, 1), in welchem Falle sie ent-

schieden den größten Teil der Photosynthese besorgen; meistens aber ist dies Sache des Flügels.

Die Antheridien stehen auf den Flügeln, die Archegonien, welche von ähnlichen Hüllen wie die von *Sphaerocarpus* umgeben sind, auf dem Stämmchen.

Verfolgen wir jetzt, nachdem wir eine allgemeine Uebersicht über den Bau einer *Riella* erhalten haben, zunächst deren Entwickelungsgeschichte. Diese wurde zum erstenmal vollständig bekannt durch die Untersuchungen von MORTEN PORSILD an *Riella Paulsenii.*

Riella Paulsenii.

Wie schon bemerkt, entstammt diese Art einer Brachwasserpfütze bei Bockhara in Turkestan. Sie wurde nicht an Ort und Stelle bemerkt,



Fig. 52. Riella Paulsenii nach PORSILD. 1 Ansicht einer Kultur. 2 Männliche Pflanze, die Antheridien in den Ausbuchtungen des Flügelrandes zeigend. 3 Habitus einer Pflanze. 4 Weibliche Pflanze mit Archegonien auf dem Stengel. 5 Sporogon mit Hülle.

sondern keimte aus einer Quantität Schlamm, welche nach 2 Jahren trockener Aufbewahrung in Wasser gesetzt wurde. Sie wurde von MORTEN P. PORSILD (Sur une nouvelle espèce de *Riella* [subgen. nov. *Trabutiella*] de l'Asie centrale) in Bot. Tidskrift 24, 1902, p. 323 beschrieben und abgebildet.

Die Pflänzchen (Fig. 52, 1) sind diözisch (Fig. 52, 2, 4), wachsen gesellig, aufrecht und sind hellgrün gefärbt. Aus dem Stämmchen entspringen an verschiedenen Stellen (Fig. 52, 3) lange, gerade, glatte, nicht septierte Rhizoiden, ja, solche können sogar an der Basis der älteren Blättchen gebildet werden. Das Stengelchen ist zylindrisch, an der Basis bis $^1/_2$ mm dick und wird nach der Spitze hin nach und nach dünner.

Die männlichen Pflänzchen sind 2,5—3,5 cm hoch; die weiblichen 2—2,5 cm.

Die Zellen des Stengelchens sind langgestreckt und fast farblos. Der dorsale Flügel enthält viel Chlorophyll, ist am Rande wellig, an der Spitze umgebogen und bildet dort einen über den Vegetationspunkt hervorragenden Kamm. Dieser Flügel erreicht eine größte Breite von 3 mm. Außer an den Stellen unmittelbar um die am Flügelrande befindlichen (Fig. 52, 2) Antheridien herum, ist der Flügel einschichtig.

Die erwachsenen Bauchschuppen oder Blättchen (Fig. 52, 2, 3) sind etwa $^1/_3$ mm breit und noch kein Millimeter lang. Sie stehen bisweilen in Paaren, aber nie beide Schuppen eines Paares genau in derselben Höhe inseriert, sonst in 4—6-zähligen Gruppen. Oberwärts werden sie zahlreicher, und der Vegetationspunkt ist ganz zwischen ihnen verborgen.

In fast allen Teilen der Pflanze werden Elaioplasten angetroffen; es sind dies Organe, welche Oel bilden. Sie sind farblos, gleichen Leukoplasten und haben etwa 20 μ im Durchmesser. Diese Elaioplasten kommen in kleinen, fast ganz von ihnen ausgefüllten Zellchen vor.

Die männlichen Pflanzen (Fig. 52, 2) tragen die Antheridien in verhältnismäßig geringer Zahl. Auf jedem Pflänzchen befinden sich am Flügelrande 2 oder 3 Einbuchtungen, mit 10 oder 12 engen Säckchen, auf deren Boden je ein Antheridium steht.

Am oberen Teile des Stengels der weiblichen Pflanzen (Fig. 52, 4) stehen 1 oder 2, selten 3 Sporogone. Jedes von ihnen ist von einem mit 8 Flügeln versehenen Involucrum (Fig. 52, 5) umgeben. Die Flügel laufen wie Meridiane von der Spitze nach der Basis.

Dieses Involucrum ist 2 × 1,5 mm groß, die Flügel enthalten viele Elaioplasten. Die Calyptra ist fast kugelig, der Archegonhals bleibt auf ihrer Spitze sitzen.

Die Wand des Sporogons ist einschichtig, der Fuß keulenförmig. Das Sporogon bildet etwa 270 Sporen, von den Sporenmutterzellen bleiben, wie bei *Sphaerocarpus*, einige steril und erweisen Ammendienste. Die Exine der Sporen ist braun und mit stumpfen, kegelförmigen Emergenzen besetzt.

Da die 8 Flügel des Involucrums eine auffallende Eigenschaft bilden, teilt Porsild das Genus *Riella* in folgende zwei Subgenera:

1. ***Euriella***: Involucrum glatt oder papillös, aber ohne Flügel, auf dem Querschnitt rund.
   Hierher: *R. Clausonis*, *R. gallica*, *R. Reuteri*, *R. Notarisii*, *R. Battandieri*.
2. ***Trabutiella***: Involucrum auf dem Querschnitt 8-eckig, mit 8 longitudinalen Flügeln versehen.
   R. Cossoniana, *R. Paulsenii*.

Im Jahre 1903 beschrieb Porsild (Zur Entwickelungsgeschichte der Gattung *Riella*, Flora 1903, S. 431) die Entwickelung dieser neuen Art.

Die Sporen haben 80—90 μ Durchmesser, ihre Stacheln vermindern wohl, wie in allen ähnlichen Fällen — man denke z. B. an die *Desmidiaceen* und an *Isoetes* — durch die damit gepaarte Oberflächenvergrößerung das spezifische Gewicht. Trockene Sporen schwimmen infolge der zwischen den Stacheln eingeschlossenen Luft sehr lange, frische Sporen sinken langsam in die Tiefe, sind aber so leicht, daß sie von jeder Wasserbewegung verbreitet werden. Das Widerstandsvermögen der Sporen ist sehr groß, die von *R. Paulsenii* keimten nach 3 Jahren trockener Aufbewahrung in eingetrocknetem Schlamm sehr gut, und

Howe und Underwood erhielten eine Kultur aus Herbarmaterial einer *Riella affinis*, welche $5^1/_2$ Jahre alt war. Ja, dieses Eintrocknen scheint sogar die Keimschnelligkeit zu erhöhen: frische Sporen von *R. Paulsenii* keimen erst nach 3—4 Monaten, nach vorherigem Trocknen schon nach 2 Monaten, während die $5^1/_2$ Jahre alten Sporen von *R. affinis* schon nach wenigen Tagen keimten.

Bei gewöhnlicher Zimmertemperatur keimt *R. Paulsenii* in ausgekochtem Schlamm von Pfützen auf salzigen Wiesen recht gut. Zum Studium der ersten Stadien ist es aber besser, feingeschlammtes Kaolin

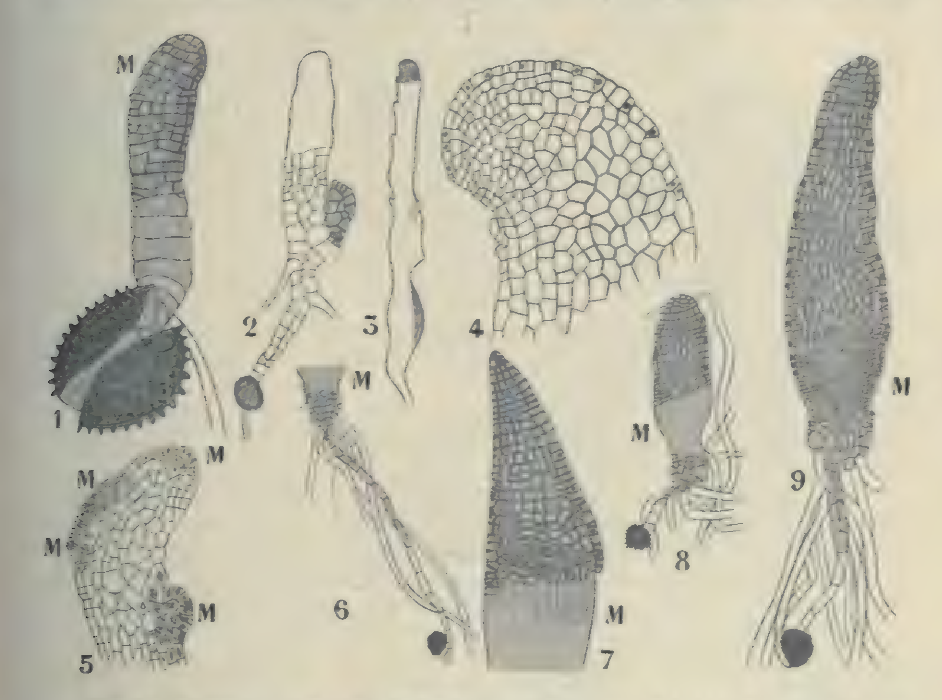


Fig. 53. Keimung und erste Entwickelungsstadien von Riella Paulsenii nach Porsild. 1 Keimpflänzchen von einer Kultur auf Fließpapier. Die unteren großen Zellen des Keimschlauches mit Stärke gefüllt, von der untersten Querwand entspringt ein Rhizoid. Die oberen Zellen chlorophyllhaltig. 2 Dasselbe, abnorme Entwickelung infolge von Nahrungsmangel; die Zellen des oberen Teiles leer und abgestorben, rechts unten an der Scheibe ein chlorophyllhaltiger Adventivsproß. 3 Hungerpflanze, nur die schraffierten Stellen chlorophyllhaltig. 4 Gipfel der Pflanze 3, Scheitelzelle fehlt, in einigen Zellen Oelkörper sichtbar. 5 Gipfel einer ähnlichen Pflanze, bei M das Gewebe meristimatisch. 6 Eine in tiefer Lage gekeimte Spore mit dem unteren Teile der Keimscheibe. 7 Oberes Stück dieser Keimscheibe. M Kleinzelliges meristimatisches Gewebe. 8 An der Oberfläche gekeimte Spore, der Keimschlauch wurde kurz nachher zufällig niedergelegt. 9 Nahe der Oberfläche gekeimte Spore, Keimschlauch in normaler Lage.

zu verwenden. Nach einigen Tagen bildet dies eine schöne reinweiße Schicht, deren Oberfläche ziemlich fest ist, so daß das Wasser auch bei leichter Bewegung nicht trübe wird.

In einer Kultur, welche längere Zeit ungestört an einem Fenster gestanden hatte, waren die Flügel der meisten Pflänzchen dem einfallenden Lichte parallel gestellt. Bei der Keimung wird das Exospor gesprengt, und das Endospor tritt als kleine Papille hervor.

In dieser Papille entstehen bald Querwände, wodurch eine einfache Zellreihe entsteht. Wie lang diese Zellreihe wird, hängt von der Intensität des Lichtes ab, bald aber treten Längswände auf, und es bildet sich eine einschichtige Keimscheibe. Die Form der Keimscheibe hängt gleichfalls von der Lichtintensität ab, meistens ist sie elliptisch lanzettlich, bei schwachem Licht aber bandförmig. In Kulturen sterben solche Scheibchen oft ab und können dann bisweilen noch versuchen, durch die Bildung von Adventivsprossen am Leben zu bleiben. Auch können in Kulturen bisweilen lange, bandförmige Pflänzchen entstehen, denen der Stengel ganz fehlt (Fig. 53, 3) und die nur sehr wenig Chlorophyll enthalten. Eine Scheitelzelle, wie sie von HOFMEISTER für *R. Reuteri* angegeben war, konnte PORSILD nie entdecken (vergl. Fig. 53, 4). Anfänglich ist die ganze Scheibe meristematisch, später nur noch an einer Anzahl von Punkten (Fig. 53, 5); bald aber sind im oberen Teile der Keimscheibe alle Zellen ausgewachsen, und es entsteht unterhalb der Mitte eine interkalare Wachstumszone (Fig. 53, 7). An diesen Figuren sieht man auch, wie der Keimschlauch bei tief im Schlamm liegenden Sporen lang (Fig. 53, 6), bei nicht tief hineingeratenen (Fig. 53, 9) kurz ist.

An einer (Fig. 54, 3) oder an beiden Seiten (Fig. 54, 1) der interkalaren meristematischen Wachstumszone entstehen nun ein oder zwei Vegetationspunkte. Die Wirksamkeit dieses Vegetationspunktes macht nun, daß die Keimscheibe beiseite geschoben wird, und aus den Teilungen dieses Vegetationspunktes entsteht der Stengel mit dem Dorsalflügel, d. h. das *Riella*-Pflänzchen.

Der Dorsalflügel ist stets nach der Seite der Keimscheibe hin gerichtet und damit verbunden, so daß Keimscheibe und Dorsalflügel in einer Ebene liegen (Fig. 54, 3).

In allen Fällen stirbt die Keimscheibe ab, wenn der Flügel gebildet ist. Die Bildung des jungen *Riella*-Pflänzchens mit Stengel, Flügel und Bauchschuppen findet statt, ohne daß eine Scheitelzelle auftritt. Sogar so alte Stadien, wie die der Fig. 54, 3 entbehren der Scheitelzelle. Bisweilen aber sieht man an alten Pflanzen etwas, was man für eine Scheitelzelle halten könnte (Fig. 54, 5, die dreieckige Zelle zwischen den hellen haarförmigen Gebilden). Das *Riella*-Pflänzchen entsteht also lateral an der basalen meristematischen Zone der aufrecht wachsenden Keimscheibe.

Diese Keimscheibe hört bald zu wachsen auf, wird beiseite geschoben, und Stengel und Flügel der *Riella* entstehen als Neubildungen aus einem einer Scheitelzelle entbehrenden Vegetationspunkt. Eine Scheitelzelle fehlt auf jeden Fall, bis die Pflanzen erwachsen sind, und meistens auch weiterhin; nur in seltenen Fällen scheint sie bei besonders kräftigen Exemplaren gebildet zu werden.

Die Antheridien werden, wie wir sahen, auf dem Flügelrande angelegt (Fig. 54, 8); dieser Flügelrand wird um jedes Antheridium herum mehrschichtig und bildet eine Art von Säckchen, in welches das Antheridium eingeschlossen wird (Fig. 54, 9).

Die Archegonien (Fig. 54, 10) werden ebenfalls auf dem Flügel, aber in der unmittelbaren Nähe der Stengelspitze angelegt, entstehen also aus den dorsalen „Segmenten“ des Vegetationspunktes. Daß sie später auf dem Stengel stehen, rührt daher, daß diese Segmente später zu einem Teil des Stengels werden. Das Involucrum, welches später, wie bei *Sphaerocarpus*, das Sporogon umgibt, entsteht als eine Wucherung an der Basis des Archegons (Fig. 54, 10). *Riella Paulsenii* vermag sich nicht nur geschlechtlich, sondern auch ungeschlechtlich fortzupflanzen.

So können sich, wie wir schon sahen, junge absterbende Keimscheiben und auch beschädigte Pflänzchen durch Bildung von Adventivsprossen retten, aber außerdem vermag *R. Paulsenii* sich durch Bildung von **Brutkörpern zu vermehren.**

Diese entstehen in zahlreichen Exemplaren auf dem Stengel zwischen den Blättern (Fig. 54, A, die 4 kleinen Gebilde rechts, unterhalb der oberen Blattgruppe). Von diesen lassen sie sich leicht dadurch unterscheiden, daß sie mittels eines einzelligen Stielchens (Fig. 54, B unten) am Stengel befestigt sind. Sie entstehen als Papillen und entwickeln sich später zu leierförmigen Organen (Fig. 50, C), welche an die Oberfläche des Wassers steigen und dort herumschwimmen, während losgelöste Stückchen der *Riella*-Pflanze untersinken. Sie dienen also der Verbreitung des Gewächses.

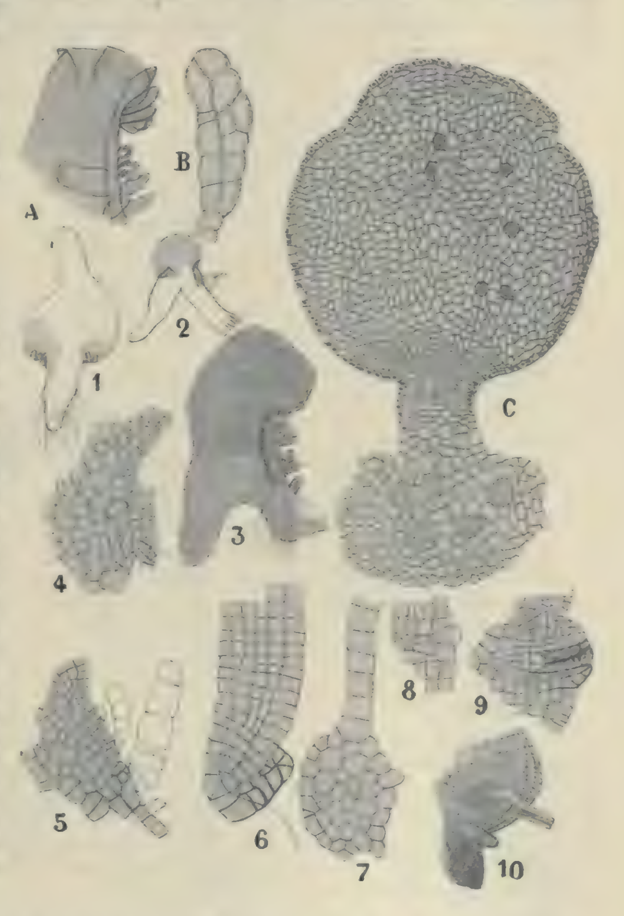


Fig. 54. Riella Paulsenii nach Porsild. A Stengelspitze mit Brutkörpern. B Junger Brutkörper. C Voll entwickelter Brutkörper. Die großen schraffierten Zellen fetthaltig. 1 Männliches Doppelpflänzchen, beide Vegetationspunkte haben Blatt- und Anthridienanlagen gebildet. 2 Aelteres Stadium. 3 Normale Sporenkeimung aus einer Kaolinkultur, die Keimscheibe (links unten) von dem gebildeten Stengel und Flügel beiseite gedrückt. 4 Vegetationspunkt der Pflanze der Fig. 2. Scheitelzelle fehlt, Blattanlagen vorhanden. 5 Vegetationspunkt einer erwachsenen Pflanze, zwischen den hellen keulenförmigen Gebilden die Scheitelzelle. 6 Anlage eines jungen Blattes auf der Grenze von Stengelspitze und Flügel. 7 Querschnitt des Stengels und des Innenrandes des Dorsalflügels. 8—9 Junge Antheridien. 10 Junges Archegon.

Nach Porsild entsteht also die *Riella*-Pflanze als eine Neubildung an der Keimscheibe, nach Göbel aber ist es bloß eine Weiterbildung der Keimscheibe, welche zur Entstehung der *Riella*-Form führt.

Er untersuchte in erster Linie

Riella Clausonis.

Wir sahen schon, daß diese Art (Fig. 55, 1) dadurch bemerkenswert ist, daß sie sehr große Blattschuppen bildet, welche die Funktion von

Blättern erfüllen und gewiß viel mehr zur Photosynthese beitragen als der hier verhältnismäßig kleine Dorsalflügel. Auf dem Flügel (Fig. 55, 1) stehen auch hier die Antheridien.

Das Material zu seiner Untersuchung wurde von Göbel 1903 in Algier gesammelt und in München kultiviert.

Riella Clausonis und *Riella Parisii* sind synonym, die unter letzterem von Solms an *R. Parisii* erhaltenen Resultate beziehen sich also auch auf diese Art.

Göbel und Solms gelangen nun zu verschiedenen Resultaten und können sich noch nicht ganz einigen; da Göbel über viel reicheres Material als Solms verfügte, wollen wir uns auf die Besprechung seiner Arbeit beschränken.

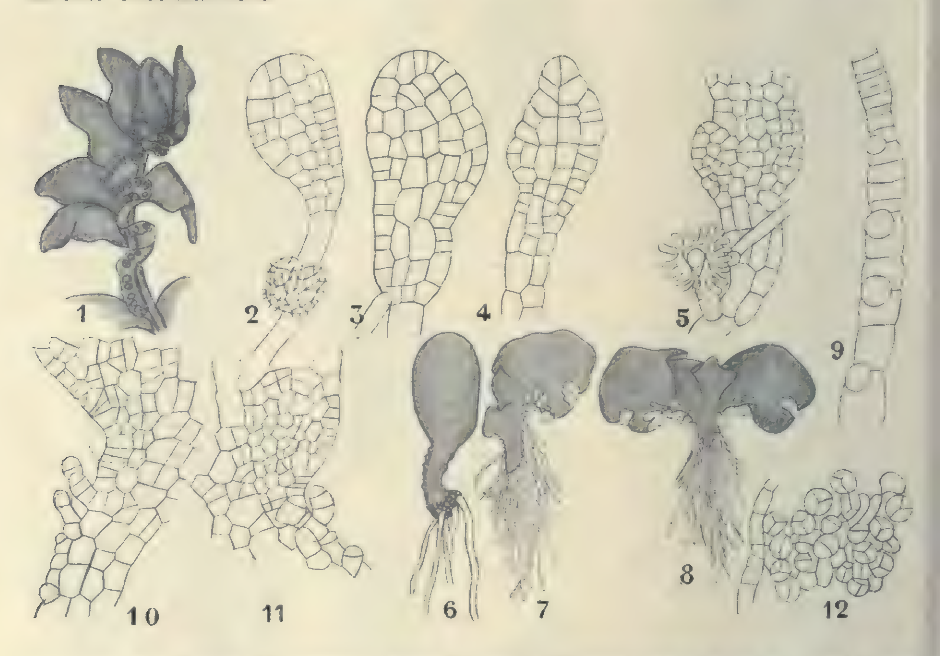


Fig. 55. Riella Clausonis nach Göbel. 1 Habitus der Stengelspitze. 2—4 Junge Stadien der Keimscheibe. 5 Entstehung zweier Vegetationspunkte an der Basis der Keimscheibe. 6 Erwachsene Keimscheibe. 7 Normale Bildung eines Stengels und eines Dorsalflügels. 8 Abnorme Entwickelung zweier Stengel und zweier Dorsalflügel. 9 Kantenansicht einer einschichtigen Keimpflanze. Die Kreise stellen die Papillen dar. 10 Vegetationspunkt einer Keimpflanze, Scheitelzelle fehlt. 11 Dasselbe, es sind schon flächenständige Papillen aufgetreten. 12 Stück eines Längsschnittes durch ein unreifes Sporogon, zwischen den viergeteilten Sporenmutterzellen die sterilen Nährzellen.

Bei allen *Riellen* scheinen die Keimscheiben in normalen Fällen aufrecht zu wachsen (vergl. die Fig. 58, 2 von *Riella helicophylla*).

Die Keimscheibe von *R. Clausonis* (Fig. 55, 2—4) stimmt in allen wesentlichen Punkten mit der von *R. Paulsenii* überein, von einer Scheitelzelle ist nichts zu entdecken, alle Zellen sind zunächst meristematisch. Unten an der Keimscheibe befindet sich (Fig. 55, 2), genau so wie bei *R. Paulsenii*, ein Zellfaden, der je nach der Lichtintensität länger oder kürzer ist.

Bald hört aber das Wachstum der oberen Zellen der Keimscheibe auf, und es entsteht, so wie bei *R. Paulsenii*, nahe der Basis eine interkalare Wachstumszone. An jeder Seite (Fig. 55, 5) bildet sich nun ein Vegetationspunkt, von beiden aber entwickelt sich meistens, genau wie bei *R. Paulsenii*, nur einer, bisweilen aber (Fig. 55, 8) entwickeln sich auch beide. Während nun PORSILD meint, daß das aus dem Vegetationspunkt hervorgegangene *Riella*-Pflänzchen eine Neubildung ist, also eine Knospenbildung an einem scheibenförmigen Protonema, wie das ja bei Lebermoosen üblich, ist dies nach GÖBEL nicht der Fall.

Nach ihm gehört die Keimscheibe schon zum *Riella*-Pflänzchen und ist bloß ein Jugendstadium, demnach wäre das eigentliche *Riella*-Pflänzchen nur eine weiter entwickelte „Keimscheibe". Für GÖBELS Auffassung spricht sicher der Umstand, daß die Ventralschuppen bei der nahe verwandten *R. helicophylla* bereits an der Keimscheibe auftreten, wenn noch keine Spur eines Stämmchens zu entdecken ist und der Flügel noch ohne wahrnehmbare Grenze in die Keimscheibe übergeht.

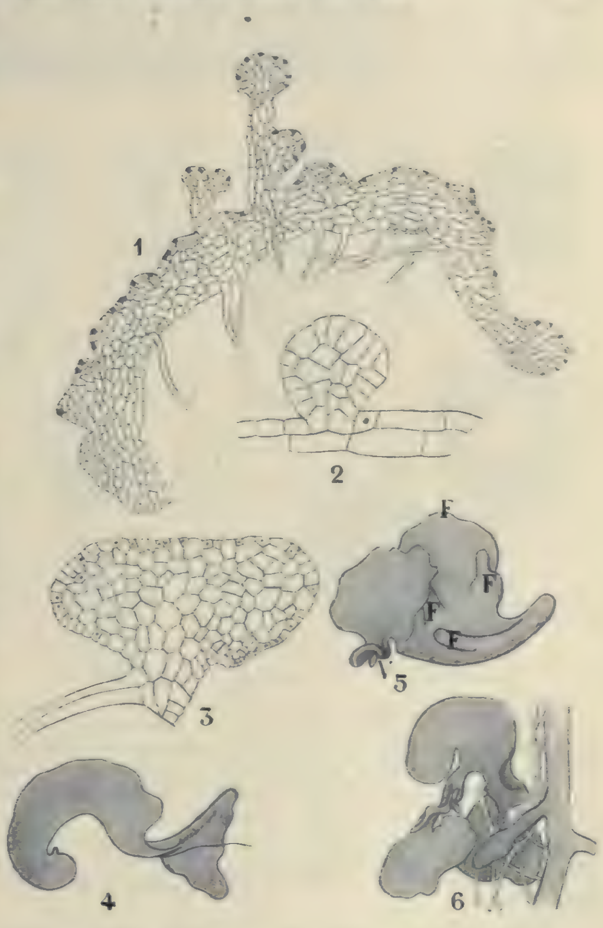


Fig. 56. Regenerationserscheinungen bei R. Clausonis nach GÖBEL. 1 Keimscheibe, welche infolge ungünstiger Lebensbedingungen lange Zeit gewachsen ist ohne die höhere Form, Riella-Pflanze, zu bilden, und jetzt 2 Adventivsprossen gebildet hat, welche sekundäre Adventivsprossen bilden. 2 Adventivsproß. 3 Aelterer Adventivsproß. 4 Adventivsproß, aus der Rippe eines isolierten Stückes einer Pflanze entsprungen. 5 Dasselbe mit 4 Flügeln. 6 Adventivsproß an einem Stämmchen (dessen Flügel nicht gezeichnet ist). Der Adventivsproß hat Blätter hervorgebracht, die Blattbildung aber dann eingestellt; sein Scheitel wurde verletzt, infolgedessen entstand darunter ein neuer Adventivsproß.

Die Entwickelung der Geschlechtsorgane findet in derselben Weise, wie bei *R. Paulsenii* statt; im Sporogon bleiben, so wie bei *Sphaerocarpus*, einige Sporenmutterzellen steril und erweisen Ammendienste.

Riella Clausonis kann sich ferner sehr gut vegetativ mittels Regeneration vermehren.

Wir sahen schon, daß bei *R. Paulsenii* eine Keimscheibe unter ungünstigen Verhältnissen sich durch die Bildung von Adventivsprossen retten kann. Das ist auch bei *R. Clausonis* der Fall; so stellt Fig. 56, 1 eine Keimscheibe dar, welche infolge ungünstiger Bedingungen während langer Zeit weitergewachsen ist, ohne die höhere Form, die *Riella*-Pflanze, zu bilden. Sie hat jetzt zwei Adventivsprosse gebildet, von denen jeder wieder einen sekundären Adventivsproß hervorgebracht hat.

Brutknospen, wie solche bei *R. Paulsenii* und *R. Americana* vorkommen, wurden bei *R. Clausonis* bis jetzt nicht angetroffen. Zwar können auch Stücke älterer Pflanzen Adventivsprosse bilden, welche von sehr verschiedener Form sein können, immer aber darauf zurückzuführen sind, daß eine Keimscheibe angelegt worden ist (Fig. 56, 2, 3).

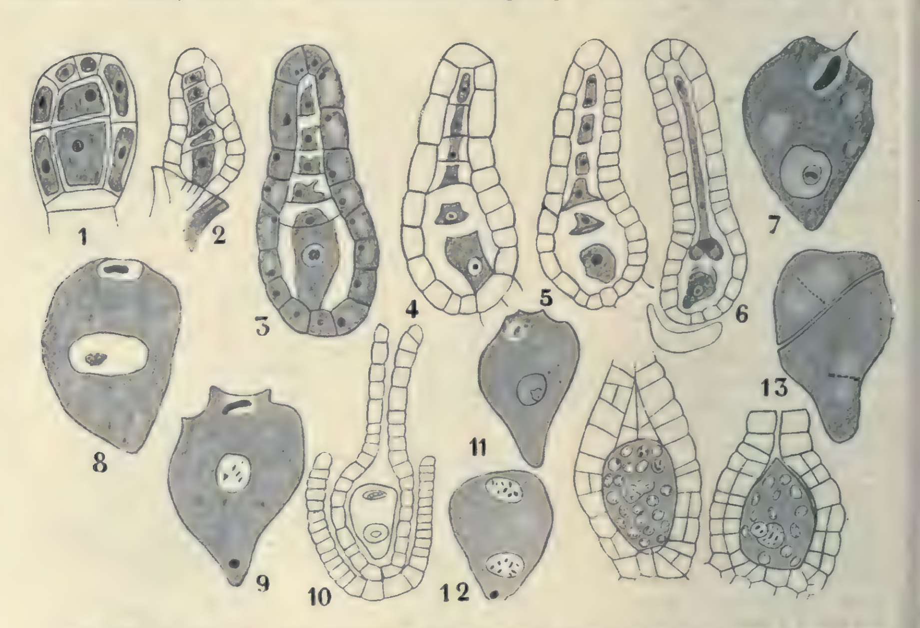


Fig. 57 I. Riella Clausonis. Entwickelung der Archegonien und Befruchtung nach Kruch. 1—6 Entwickelung der Archegonien. 7 Eindringen des Spermakernes in das Ei. 8—11 Im Ei Eikern und Spermakern vorhanden. 12 Die Kerne vor der Verschmelzung, die Chromosomen darin deutlich sichtbar. 13 Erste Teilung in der Zygote. II. Befruchtung bei Riccia, die Figuren ohne Nummern.

Diesen sekundären Keimscheiben fehlt aber stets das Fadenstadium der primären.

Die weitere Entwickelung einer solchen sekundären Keimscheibe ist normal; es entsteht ein interkalarer Vegetationspunkt, und der von diesem gebildete Flügel geht ohne scharfe Scheidung in die Keimscheibe über. Die verschiedene Form der adventiv entstandenen Pflänzchen beruht nun darauf, daß oft statt eines mehrere Flügel an ihm gebildet werden, so hat z. B. das in Fig. 56, 5 abgebildete Adventivpflänzchen nicht weniger als 4 (mit F bezeichnete) Flügel entwickelt.

Infolge von Verwundung junger Adventivsprossen können sehr merkwürdige, komplizierte Gebilde entstehen, eins derselben ist in Fig. 56, 6 abgebildet.

Merkwürdigerweise gelangte die eigentliche Befruchtung bei den Bryophyten, d. h. die Verschmelzung von Spermakern und Eikern, an *Riella Clausonis* zum ersten Male zur Beobachtung und zwar durch KRUCH, der dies 1891 in der Malpighia in seinem Artikel „Appunti sullo sviluppo degli Organi sessuali e sulla fecondazione della *Riella Clausonis* Let" beschreibt.

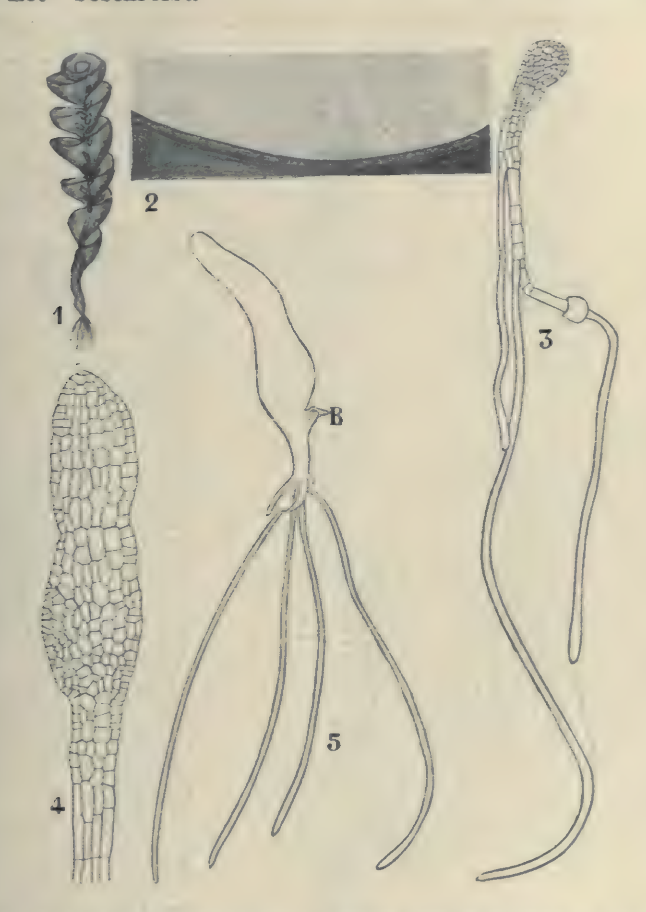


Fig. 58. **Riella helicophylla.** 1 Habitus nach MONTAGNE. 2—5 nach GÖBEL. 2 Keimscheiben in einer Kaolinkultur, nach einer Photographie, ihre aufrechte Stellung zeigend. 3 Keimpflanze. 4 Bildung der Vegetationspunkte. 5 Bildung von Bauchschuppen (B) an der Keimscheibe.

Merkwürdig ist es dabei, daß kurz vor der Verschmelzung sowohl im Spermakern, wie im Eikern die Chromosomen deutlich sichtbar sind (Fig. 57, 12), und zwar scheint jeder Kern deren 8 zu besitzen.

Die Entwickelung von

Riella helicophylla

wurde ebenfalls von GÖBEL näher untersucht. Wir sahen schon, daß bei dieser Art oft tordierte Pflänzchen vorkommen (Fig. 58, 1), infolge des

stärkeren Wachstums des Dorsalflügels, wodurch dieser spiralig gedreht wird.

Die Entwickelung findet so wie bei den anderen *Riellien* statt. Die Keimscheiben stehen aufrecht (Fig. 58, 2) und sind durch einen auffallend langen Keimfaden und außerordentlich lange Rhizoiden charakterisiert (Fig. 58, 3).

Auch hier werden interkalar meistens zwei Vegetationspunkte angelegt (Fig. 58, 4), von denen aber auch hier meistens nur einer zur Entwickelung gelangt.

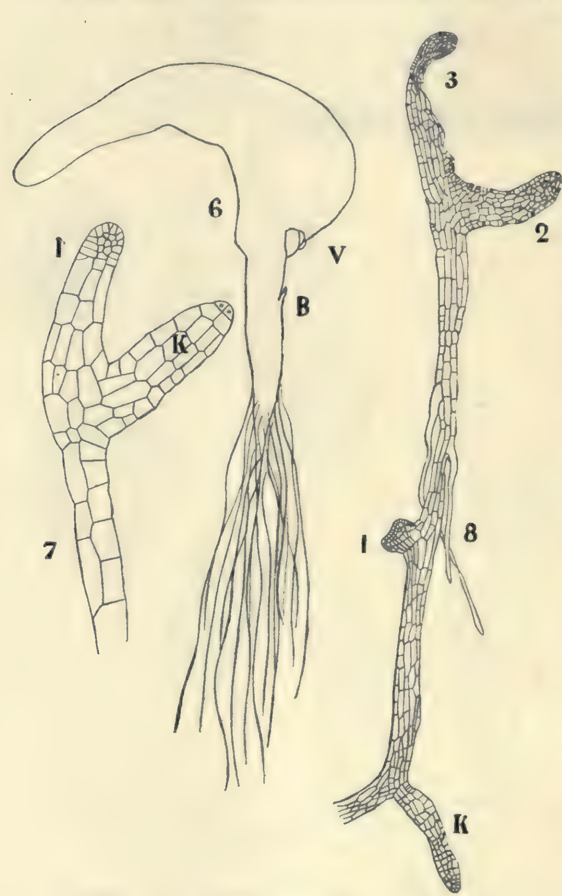


Fig. 58 a. 6 Keimpflanze von Riella helicophylla, welche bei B ein Blatt gebildet hat, V ein Vegetationspunkt. 7 Außer der zur Seite gedrängten Keimscheibe K ist eine zweite Keimscheibe I hervorgesproßt. 8 Wiederholte Keimscheibenbildungen, K die ursprüngliche Keimscheibe, die anderen (1—3) nach dem Entstehungsalter beziffert.

Bei dieser Art läßt sich besonders schön nachweisen, daß Ventralschuppen schon an der Keimscheibe entstehen können (Fig. 58, 5 bei B), bevor noch eine Spur des Stämmchens vorhanden ist. Dies spricht, wie wir sahen, für Göbels Auffassung, daß die Keimscheibe nicht als ein Protonema, sondern als die junge *Riella*-Pflanze selber aufzufassen ist. Bei *Riella helicophylla* treten an der Keimscheibe oft Adventivscheiben auf, wodurch höchst merkwürdige Verkettungen entstehen können. In Fig. 58 a, 8 ist die ursprüngliche Keimscheibe mit K, die folgenden sind mit Ziffern angegeben.

Die letzte *Riella*, welche ich mit Ihnen besprechen möchte, ist die jetzt verschwundene

Riella Reuteri

aus dem Genfer See, welche durch Reuter entdeckt, durch Hofmeister untersucht wurde.

Die Keimungsstadien (Fig. 59) zeigen wohl, daß hier die Entwickelung in ähnlicher Weise, wie bei den übrigen *Riellen* geschieht. Hofmeisters Meinung, daß die Endzelle der Fig. 59, 2 als eine Scheitelzelle zu betrachten sei, welche durch übermäßiges Wachstum der einen Seite der Keimscheibe beiseite gedrängt wird, beruht wohl auf einem Irrtum. Auch hier entsteht wohl der Vegetationspunkt interkalar. Hingegen

stimmt Hofmeister darin mit Göbel überein, daß die Keimscheibe als dem Pflänzchen selber angehörig zu betrachten, die vollkommene Pflanze also nur eine Fortbildung derselben ist.

Fig. 59, 5 und 6 zeigen Vegetationspunkte erwachsener Pflänzchen, bei denen so wie bei *R. Paulsenii* vielleicht von einer Scheitelzelle gesprochen werden kann.

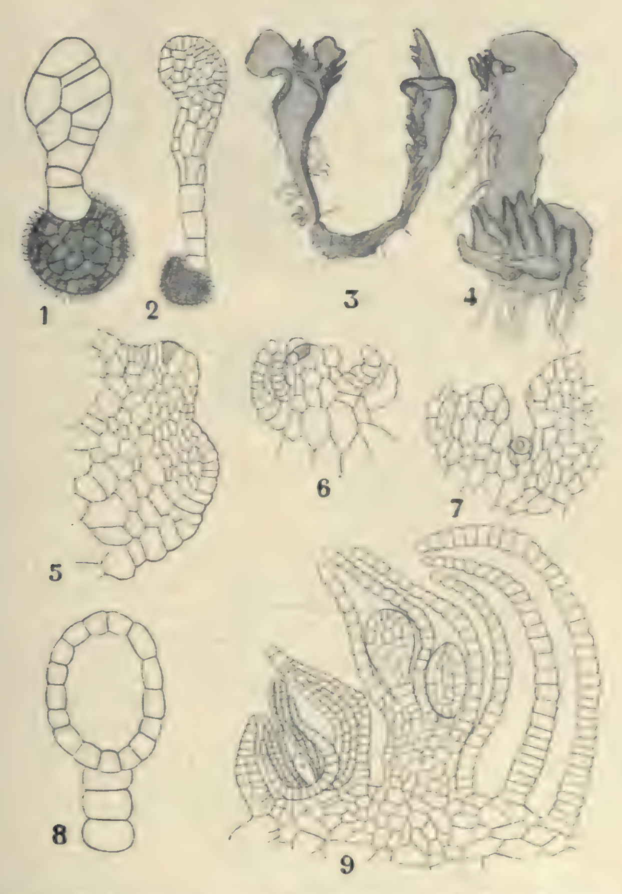


Fig. 59. Riella Reuteri nach Hofmeister. 1, 2 Keimpflanzen. 3 Erwachsene Pflänzchen aus einer Kultur. 4 Dasselbe. 5 Vegetationspunkt mit Scheitelzelle. 6 Längsschnitt des Scheitels, senkrecht zur Oberfläche des Stengels. 7 Einzelliges Antheridium. 8 Längsschnitt eines halbreifen Antheridiums. 9 Schnitt durch einen fertilen Sproß, welcher links ein eben befruchtetes Archegon getroffen, rechts eine laterale Achse mit Antheridien bloßgelegt hat.

Fig. 59, 6 zeigt, wie die Scheitelzellen von Scheimpapillen geschützt werden. Jedes Antheridium entsteht aus einer gewöhnlichen Randzelle des Flügels, in der Nähe des Vegetationspunktes (Fig. 59, 7).

Durch übermäßiges Wachstum der Nachbarzellen wird nun das junge Antheridium in eine Höhle, in welche es genau paßt, eingeschlossen, so daß die Antheridien zwischen Falten des Flügels liegen (Fig. 59, 9).

Die Archegonien entstehen auf dem Stengelchen in den Achseln der Ventralschuppen. An der Basis des unbefruchteten Archegons bildet sich eine Gewebewucherung, aus welcher, wie bei *Sphaerocarpus*, das Involucrum, welches das Sporogon umgibt, hervorgeht. Ein Blick auf die Fig. 59a zeigt denn auch sofort die Uebereinstimmung mit *Sphaerocarpus*.

Wir können denn auch sagen, daß *Riella* im Bau ihrer Geschlechtsorgane und in ihrem Sporogon *Sphaerocarpus* ganz ähnlich ist, hingegen einen ganz anderen Thallusaufbau besizt, was bei der sehr verschiedenen Lebensweise dieser Organismen fast selbstverständlich erscheint.

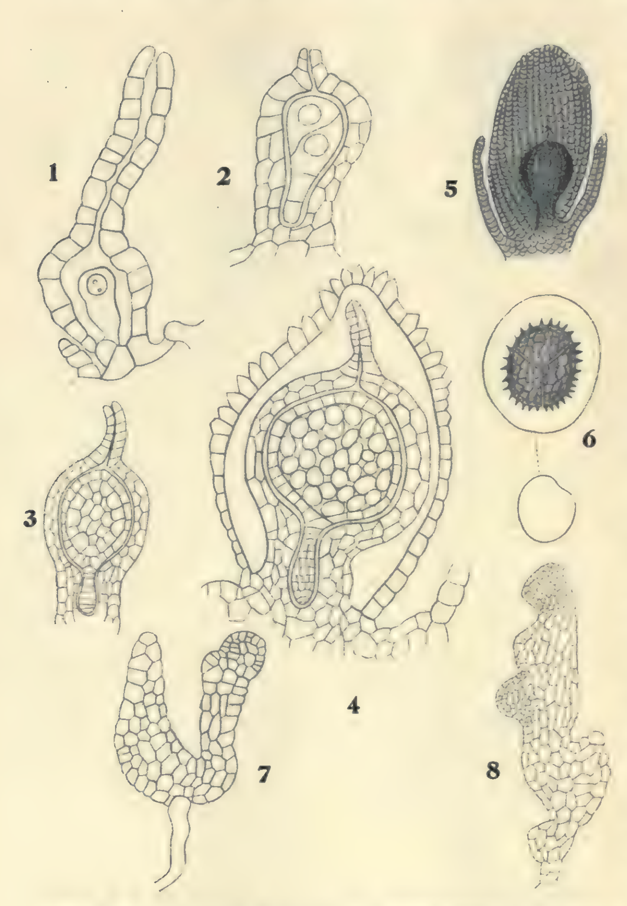


Fig. 59a. Riella Reuteri nach HOFMEISTER. 1 Reifes Archegon. 2—4 Entwickelung des Sporogons. 5 Sporogon mit Hülle. 6 Spore und Nährzelle vom Sporogon. 7 Pflanze aus einer Zelle eines Blattes, von der Mutterzelle abgeschnitten, entstanden. 8 Adventivsproß einer älteren Pflanze.

Die Ricciaceae.

Die Familie ist, wie wir sahen, charakteristisch durch ihre höchst einfache 2x-Generation, von der alle Zellen mit Ausnahme der peripheren Schicht, welche die Sporogonwand bildet, zu Sporenmutterzellen werden.

Der Thallus ist, wie wir gesehen haben, charakterisiert durch den Besitz von Assimilatoren, welche bei den niedrigsten Arten aus einfachen Zellreihen bestehen. Bei den höheren werden sie von Platten gebildet, welche zusammen Luftkammern bilden, die in den meisten Fällen überdacht sind.

Die Geschlechtsorgane werden alsbald von den emporwachsenden Assimilatoren eingeschlossen, so daß die reifen Früchte im Thallus versenkt sind. Da die Wand des Sporogons zuletzt zerbröckelt, liegen die Sporen schließlich lose in Höhlungen des Thallus. Bei den höchsten Arten kommen Atemöffnungen in den Luftkammern vor.

Spezielle Assimilatoren innerhalb der Luftkammern, wie wir solche bei vielen ***Marchantiaceen*** kennen lernen werden, fehlen.

An der Unterseite des Thallus findet sich eine Reihe chlorophyllhaltiger Bauchschuppen, die durch das laterale, die Thalluslappen ver-

breiternde Wachstum in der Mediane zerrissen werden, so daß schließlich zwei Reihen von Bauchschuppen vorhanden sind. Rechnet man *Ricciocarpus* zu *Riccia*, dann enthält die Familie außer *Riccia* nur noch das Genus

Tesselina,

welches aber auch nicht sehr stark von *Riccia* abweicht. Es hat nämlich vom Anfang an zwei Reihen von Bauchschuppen, bei *Ricciocarpus* aber werden vom Anfang an sogar mehrere Reihen angelegt, so daß man, wenn man *Ricciocarpus* mit *Riccia* vereinigt, auch *Tesselina* damit vereinigen könnte. Doch das ist schließlich Geschmacksache, jedenfalls sind *Riccia*, *Ricciocarpus* und *Tesselina* nahe verwandt.

Auch die Hüllen um die Sporogone von *Tesselina* sind, da diese nur Wucherungen der Dorsalseite des Thallus vorstellen, kein Hindernis für diese Auffassung.

Die Familie der

Marchantiaceae

ist groß und sehr formenreich. Bei den höchsten Vertretern sind in den Luftkammern spezielle Assimilatoren vorhanden, bei den niedrigern aber nicht, so daß die Familie als direkt aus den *Ricciaceen* hervorgegangen betrachtet werden kann.

Bei den höchsten Formen stehen die Geschlechtsorgane auf gestielten Köpfchen.

Die Familie kann in folgender Weise eingeteilt werden:

A. Sporogon gestielt . . . . *Monocleae*

B. Sporogon ungestielt:

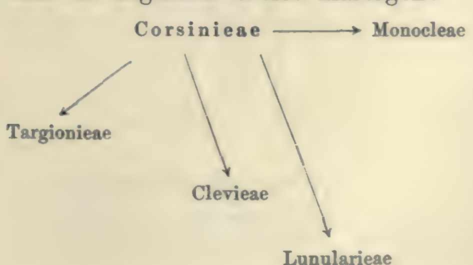
1) Sporogone, auf der Rückseite des Thallus sitzend *Corsinieae*

2) Sporogon an der Unterseite des Thallus . . . *Targionieae*

3) Sporogone zu einem gestielten Köpfchen vereinigt. Der Stiel ist entweder eine bloße Wucherung der Dorsalseite des Thallus, oder ein metamorphosierter Zweig, selten (nur bei *Peltolepis*) ein Verzweigungssystem. In jeder Hülle wird bloß ein Archegon angelegt. Die Archegonien entstehen am Köpfchen acropetal . . . . *Clevieae*

4) Sporogone stets zu einem gestielten Carpocephalum vereint. Sein Stiel ist ein metamorphosiertes Zweigsystem. In jeder Hülle fast stets mehrere Archegonien. Die Archegonien entstehen am Köpfchen zentripetal . . . . *Marchantieae*

Betrachten wir jetzt eine jede dieser Unterfamilien gesondert. Ihre Beziehungen lassen sich in folgender Weise klarlegen:



Bei der Unterfamilie der

Corsinieae

stehen die Sporogone an der Oberseite der Frons gesondert oder in Gruppen. Sie entstehen ursprünglich in einer Dorsalgrube und werden anfänglich von einer schuppenförmigen Hülle bedeckt (Fig. 59, I 3). Später ragen sie, infolge einer Wucherung des auf dem Boden der Grube vorhandenen Gewebes über die Grube hervor. Dieses Gewebe bildet also ein primitives Receptaculum. Im Sporogon sind sterile Zellen vorhanden, welche bisweilen die Form einfacher Elateren annehmen können.

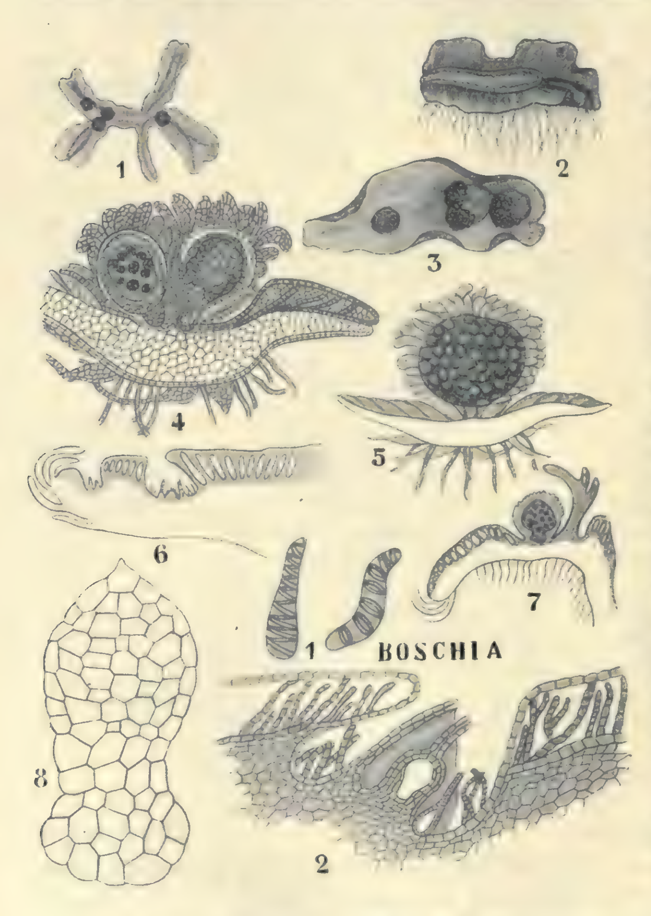


Fig. 59. I Corsinia marchantioides RADD. nach BISCHOFF und LEITGEB. 1, 3 Weibliche Pflanzen mit Sporogonen. 3 zeigt rechts die die Sporogone deckenden Schuppen. 2 Männliches Pflänzchen mit den Antheridien in einer breiten Grube von einer Thalluswucherung umgeben. 4 Querschnitt durch den Thallus, mehrere Reihen von Bauchschuppen zeigend; rechts oben die Luftkammern, deren Hinterwände sichtbar sind, sie enthalten keine speziellen Assimilatoren; die Sporogone von der noch grünen warzigen Calyptra umgeben. 5 Ein älteres Sporogon mit hellbrauner Calyptra. 6 Längsschnitt durch die Spitze eines jungen Thallus, links die Bauchschuppen, oben die Luftkammern, zwischen diesen die Grube mit Archegonien. 7 Aelteres Stadium mit entwickeltem Sporogon, rechts von letzterem die Deckschuppe. 8 Längsschnitt eines jungen Sporogons (nach CAMPBELL). II Boschia Weddellii MONT. 1 Elateren. 2 Längsschnitt des Thallus, die speziellen Assimilatoren in den Luftkammern zeigend.

Zu den *Corsinieae* gehören 2 Genera: *Corsinia* und *Funicularia* (*Boschia*).

Das Genus

Corsinia

hat nur eine Art:

Corsinia marchantioides.

Sie kommt auf feuchtem Boden in Südeuropá, z. B. bei Genua, auf den Kanarischen Inseln und auf Madeira vor. Sie kann direkt an

die *Ricciaceen* angeschlossen werden, da sie die gleichen Luftkammern wie gewisse Arten dieser Familie besitzt, ohne spezielle Assimilatoren, wenn auch bisweilen einige wenige gefunden werden. Hingegen sind solche Assimilatoren beim anderen Genus, bei *Boschia*, stets vorhanden (Fig. 59, II 2). Die Atemöffnungen sind einfach gebaut. Die Frons ist unregelmäßig gelappt (Fig. 59, I 1), ziemlich dick und öfters faltig; die Pflänzchen wachsen meistens dichtgedrängt.

Von allen anderen *Marchantialen*-Genera mit Ausnahme von *Ricciocarpus*, wenn man letzteres als Genus betrachtet, unterscheidet sich *Corsinia* durch die Anwesenheit mehrerer Reihen von Bauchschuppen; diese finden sich über die ganze Ventralseite verbreitet. Die Pflanze ist mit zahlreichen Rhizoiden am Substrat befestigt. Die Pflanzen sind diöcisch. Die männlichen Pflänzchen tragen an ihrer Rückseite Gruben, in denen zahlreiche Antheridien stehen, so daß man in gewissem Sinne von Andröcien reden kann, um welche herum von Wucherungen der anstoßenden Luftkammern ein Rand gebildet wird.

Die Archegonien entstehen in einer Grube auf der dorsalen Seite des Thallus, einzeln oder in Gruppen (Fig. 59, I 6). Nach der Befruchtung entwickelt sich die Archegoniumwand zu einer warzigen Calyptra (Fig. 59, I 4), welche längere Zeit das Sporogon umgibt. Letzteres ist schließlich fast kugelig und kurzgestielt. Bei jedem Sporogon, resp. bei jeder Sporogongruppe entsteht eine Gewebewucherung, die sogenannte Deckschuppe (Fig. 59, I 7), welche das junge Sporogon bedeckt, schließlich aber vertrocknet und verschwindet.

Das Sporogon von *Corsinia* ist das einfachste der *Marchantiaceae*, aber höher als das der *Ricciaceae* differenziert. Im Gegensatz zu den *Ricciaceen* wird hier nur der obere Teil fertil und bildet Sporen, der untere entwickelt sich zum Fuß. Die Wand ist, wie bei allen *Marchantiaceen*, einschichtig. Nicht alle zentralen Zellen bilden Sporen, einige fungieren als Ernährungszellen, verlängern sich aber nur wenig und zeigen keine Wandverdickungen. Bei *Boschia* hingegen geschieht dies wohl, und es bilden sich also primitive Elateren.

An *Corsinia* schließe ich nicht ohne Zögern die eigentümliche Unterfamilie der

Monocleae

mit dem einzigen Genus:

Monoclea

an. Es umfaßt wahrscheinlich nur eine Art: *M. Forsteri*, welche in Neuseeland und im tropischen Amerika vorkommt. Sie wurde bis jetzt wegen ihrer langgestielten Kapsel für eine *Metzgeriale* gehalten, aber die Untersuchungen Johnsons zeigen, daß sie zu den *Marchantiales* gehört und vermutlich in der Nähe von *Corsinia* untergebracht werden muß. Die Eigentümlichkeiten dieses sehr abweichenden Genus sind zum großen Teile die Folge einer Anpassung an die sehr feuchten Standorte. Johnson sammelte die Pflanze auf Jamaica an nassen Felsen und Bänken in den Gebirgswäldern. Ein sehr üppiges Wachstum, mehrere Meter im Durchmesser, fand er in einer Grube, welche mit lebender und toter Vegetation ausgefüllt war, und in der sich so viel Wasser angesammelt hatte, daß *Monoclea* tatsächlich an der Oberfläche schwamm.

Monoclea gleicht habituell (Fig. 60, 1) einer großen *Pellia*; die Bänder des Thallus sind aber meistens krauser und mehr aufwärts gebogen. Die breitesten Lappen waren 3 cm breit, meistens erreichen sie nur eine

Breite von 2 cm. Die Thalli sind dünn, die Pflanze ist diöcisch, die männlichen Exemplare sind etwas kleiner als die weiblichen.

Monoclea Forsteri hat eine ganze Geschichte hinter sich. Die Pflanze wurde von FORSTER, der COOK auf seiner Reise nach Australien begleitete, in den „Insulae Australes" beschrieben und vorläufig *Anthoceros univalvis* genannt. HOOKER gab ihr ihren jetzigen Namen und stellte für sie das Genus *Monoclea* auf, welches durch das Fehlen einer Columella, sowie durch die Anwesenheit nur einer Klappe am Sporogon von *Anthoceros* verschieden ist. Zehn Jahre später beschrieb er eine zweite Art von St. Vincent als *Monoclea crispata*, welche von der ersteren durch das Vorhandensein einer Columella verschieden war. Deshalb meinte er früher bei *M. Forsteri* die Columella übersehen zu haben und betrachtete jetzt *Monoclea* als eine Zwischenform zwischen *Anthoceros* und den *Jungermanniales*. Später erkannte NEES VON ESENBECK in *M. crispata* und einigen wenigen in der Folge von TAYLOR damit vereinigten Lebermoosen echte *Anthocerotales*, für welche er das Genus *Dendroceros* schuf.

GOTTSCHE fand dann, daß *Monoclea Forsteri* nicht bei *Dendroceros* N. ab. E. untergebracht werden konnte, und vergleicht sie wiederholt mit *Pellia* und *Blasia*. LEITGEB schließt sich in bezug auf die weiblichen Pflanzen diesem Vergleich an, findet aber, daß die männlichen mehr Uebereinstimmung mit den *Marchantiales* zeigen, so daß er es nicht wagt, zu entscheiden, in welcher Richtung deren Verwandtschaft liegt.

SCHIFFNER meint mit Unrecht, daß die Kapselwand zweischichtig sei, weshalb er sie in die Nähe von *Pellia* stellt. CAMPBELL hingegen bringt sie zu den *Marchantiales*.

Machen wir jetzt einmal die Bekanntschaft dieser Pflanze auf Grund der Untersuchungen JOHNSONS. In seiner vegetativen Struktur weicht der Thallus von *Monoclea* von dem der *Marchantiales* durch das Fehlen von Luftkammern ab (vergl. Fig. 60, 5; 61, 8; 62, 7; 63, 9). Dies ist aber vermutlich die Folge des sehr feuchten Standortes; eine unzweifelhafte *Marchantiacee*, *Dumortiera hirsuta*, besitzt, wenn sie an sehr feuchten Orten wächst, keine Spur von Luftkammern, entwickelt diese aber bei Kultur auf nicht zu feuchtem Sande. Ein anderes *Marchantiaceen*-merkmal, welches *Monoclea* abgeht, sind die Bauchschuppen, welche ihr gänzlich fehlen, andererseits zeigen submerse *Marchantiaceen*-Pflanzen diese auch nur in sehr reduziertem Zustande.

Hingegen besitzt *Monoclea* ein echtes *Marchantiaceen*-Merkmal in dem Besitze zweier Arten von Rhizoiden, nämlich glattwandiger und bezapfter (Fig. 62, 2, 3 und 4).

Diese Rhizoidenarten sind nun in eigentümlicher Weise angeordnet. Die bezapften sind unregelmäßig über die ganze Unterseite des Thallus verteilt und liegen dem Thallus fast angedrückt (Fig. 62, 5, 7), die glattwandigen hingegen sitzen ausschließlich in einem Streifen in der Mediane des Thallus und stehen von ihm senkrecht ab (Fig. 62, 4, 5, 7).

Dies stimmt nun genau mit der Verteilung der beiden Arten von Rhizoiden bei *Marchantia* und *Fegatella* z. B.; dort liegen nämlich die bezapften Rhizoide unter den Bauchschuppen dem Thallus angedrückt, so daß es auf der Hand liegt, anzunehmen, daß dies bei *Monoclea* früher auch so war, nur daß die Bauchschuppen jetzt geschwunden sind.

Summa summarum weist also die Struktur des Thallus auf einen *Marchantiaceen*-Typus hin.

Betrachten wir jetzt die

männlichen Pflanzen.

Diese tragen auf ihrer Rückseite eine Anzahl polsterförmiger Erhabenheiten etwa in der Mediane der Thalluslappen gelegen (Fig. 60, 1). Es sind dies die männlichen Receptacula. Sie sind bloß lokale Gewebswucherungen an den Stellen, wo die Antheridien entstehen. Da dies in der Nähe des Vegetationspunktes der Thalluslappen geschieht, entstehen diese Receptacula in deren unmittelbaren Nähe (Fig. 60, 3, 5). Stellt der betreffende Lappen die Bildung von Antheridien ein, so wächst er vegetativ weiter, und damit hört auch die Gewebewucherung, welche das Receptaculum verursacht, auf. Nach einiger Zeit können neue Antheridien gebildet werden, was wiederum mit Gewebewucherung Hand in Hand geht, und es entsteht ein neues Receptaculum (Fig. 60, 3). Bisweilen liegen zwei Antheridien bildende Vegetationspunkte sehr nahe zusammen, und infolgedessen verschmelzen zwei Receptacula zu einem (vergl. JOHNSONS Fig. 5 in Bot. Gaz., Vol. 38, Pl. XVI).

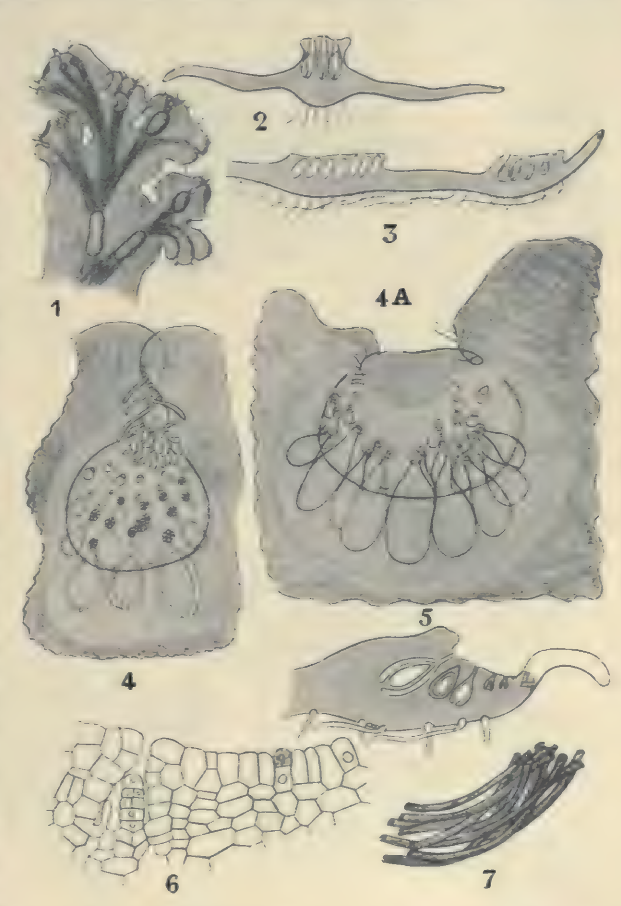


Fig. 60. Männliche Pflanze von Monoclea Forsteri nach JOHNSON. 1 Habitus. 2 Querschnitt durch den Thallus. 3 Längsschnitt durch denselben. 4, 4 A Oberansichten männlicher Receptacula. 5 Medianer Längsschnitt der Spitze eines Thalluslappens mit Receptaculum. 6 Längsschnitt des Vorderrandes eines jungen Receptaculums mit 3 Antheridien in verschiedenen Entwickelungsstadien. 7 Die fadenförmigen Chromosomen aus dem Kern eines Spermatozoons.

Die Antheridien stehen in den Receptakeln in Gruppen von 15—50 zu 4—6 ziemlich unbestimmten Längsreihen geordnet (Fig. 60, 4). Sie entstehen acropetal, und infolgedessen finden sich am Vorderrande des Receptaculums die jüngsten, und oft kann man in einem Receptaculum die verschiedensten Entwickelungsstadien finden. Die Höhlung, in welcher jedes Antheridium liegt, hat eine feine Ausgangsöffnung (Fig. 60, 4 A, 5), durch welche die Spermatozoen ausgestoßen werden.

Die Spermatozoen unterscheiden sich von allen bekannten männlichen Geschlechtszellen dadurch, daß in ihren langgestreckten Kernen die Chromosomen deutlich sichtbar sind (Fig. 60, 7).

Die Antheridien entstehen aus gewöhnlichen Oberflächenzellen des Thallus (Fig. 60, 6) und werden erst infolge der zur Bildung des Receptaculums führenden Gewebewucherung versenkt. Die erste Teilung

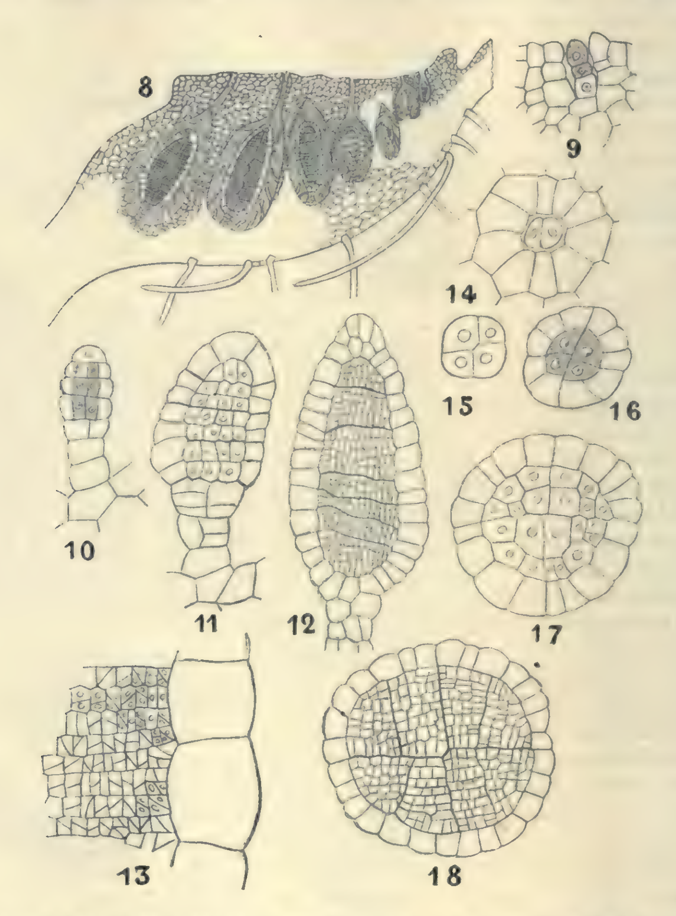


Fig. 61. Monoclea Forsteri nach JOHNSON. 8 Längsschnitt eines Receptaculums, Antheridien verschiedenen Alters in ihren Höhlungen zeigend. 9—12 Längsschnitte verschieden alter Antheridien. 13 Längsschnitt eines Teiles der Peripherie eines erwachsenen Antheridiums, die der Bildung der Spermatozoen vorangehende schiefe Teilung der Energiden zeigend. 14—18 Querschnitte von Antheridien verschiedenen Alters.

dieses Antheridienprimordiums verläuft quer (Fig. 60, 6), wodurch die eigentliche Antheridienmutterzelle von der Stielzelle getrennt wird. Die obere Zelle teilt sich nun, wie bei den *Marchantiaceae* üblich, durch weitere Querwände in einige Etagen (Fig. 61, 9, 10); dasselbe tut auch die Stielzelle, so daß nun meistens 7 Etagen entstehen (Fig. 61, 10), von denen die 3 unteren zum Stiel, die 4 oberen zum eigentlichen Antheridium gehören.

Jede der letzteren teilt sich in Quadranten (Fig. 61, 15), später entsteht in jedem Quadranten eine Perikline, wodurch zentrale fertile Zellen von peripheren Wandzellen getrennt werden (Fig. 61, 16). Die Entwickelung ist also die eines typischen *Marchantiaceen*-Antheridiums.

Im fertilen Teile entstehen durch weitere Teilungen 100—250000 quadratische Zellchen, aus deren jeder durch eine schiefe Spaltung des Plasmas (Fig. 61, 13) 2 Spermatozoen hervorgehen, welche in ihren Kernen 8 oder 10 (die Zahl ließ sich nicht sicher bestimmen) distinkte Chromosomen besitzen (Fig. 60, 7). Es ist dies der einzige bekannte Fall von sichtbaren Chromosomen in männlichen Geschlechtszellen.

Die weiblichen Pflanzen.

Ein deutliches Receptaculum wird hier nicht gebildet. Die Archegonien entstehen dicht hinter dem Vegetationspunkte, ebenfalls in acropetaler Reihenfolge, in Gruppen von je 6—10.

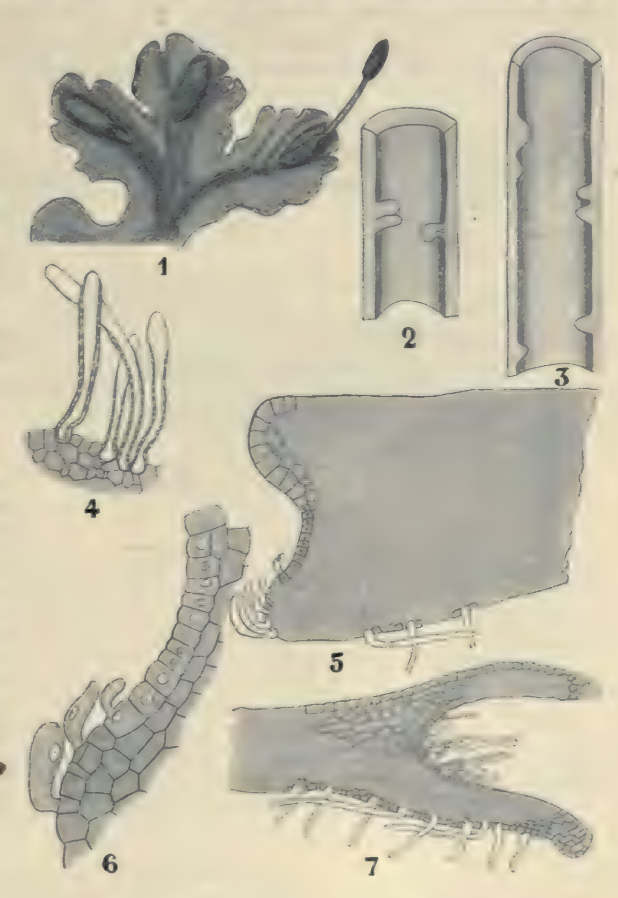


Fig. 62. **Monoclea Forsteri** nach JOHNSON. 1 Habitus einer weiblichen Pflanze. 2—3 Längsschnitte bezapfter Rhizoide. 4 Ebenso glattwandiger Rhizoide. 5 Medianer Längsschnitt der Spitze des Thallus, einen Anfang der Lappenbildung zeigend. 6 Teil desselben Schnittes, die Zellen, welche die Archegonien bilden werden, zeigend. 7 Medianer Längsschnitt einer Thallusspitze mit Archegonien; die Lappen zum Schutz der letzteren schon gebildet. An der Unterseite sind die zurückgebogenen anliegenden bezapfte, die abstehenden glattwandige Rhizoide.

Sobald die ersten Archegonien entstehen, fängt der Thallus an, sich genau hinter dem Vegetationspunkte zu verdicken, so daß es scheint, als würde ein Receptaculum gebildet. Alsbald aber wächst der Vorderrand dieser Verdickung nach vorne aus und bildet einen vorspringenden Wulst über den Archegonien (Fig. 62, 5). Der Vegetationspunkt, welcher unterhalb der Verdickung gelegen ist, wächst weiter, und der vorspringende Wulst an der Oberseite der Verdickung wächst nun ebenso schnell wie der Vegetationspunkt, so daß die Archegonien zwischen einen Ober- und einen Unterlappen des Thallus eingeschlossen werden (Fig. 62, 7).

Die beiden Lappen legen sich nun an ihrer Vorderseite dicht aufeinander (Fig. 63, 8), so daß nur ein enger Spalt Zugang zu den Archegonien gewährt. Dieses röhrenförmige Involucrum kann 15 oder mehr mm lang und 3—4 mm breit werden. Nachdem ein Vegetationspunkt eine Reihe von Archegonien und einen Vegetationspunkt gebildet hat, entsteht ein neuer Vegetationspunkt an jeder Seite des Involucrums, von denen jeder sich normalerweise zu einem neuen fertilen Thalluslappen entwickelt.

Die ersten Stadien der Archegonienentwickelung wurden nicht beobachtet, die jüngsten aufgefundenen Stadien, sowie die älteren zeigen ein normales Lebermoosarchegon, wie es ebensogut bei den *Marchantiales* wie bei den *Jungermanniales* vorkommt. Ueber die Verwandtschaft sagen die Archegonien also nichts aus.

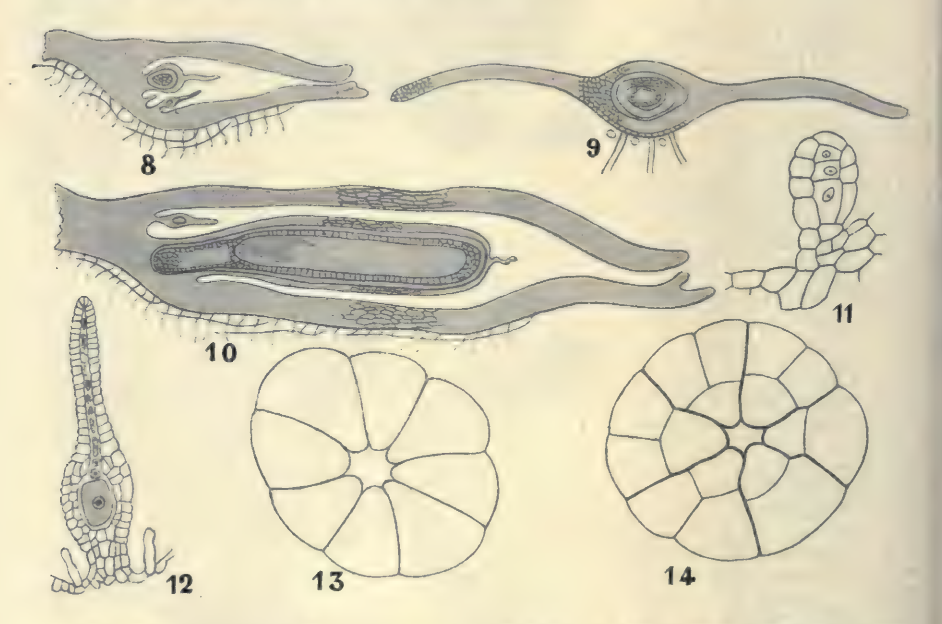


Fig. 63. Monoclea Forsteri nach JOHNSON. 8 Längsschnitt durch die Archegonien mit den gebildeten Lappen. 9 Querschnitt eines Thalluslappens durch die Basis des Archegonienstandes gehend. 10 Längsschnitt eines Archegonienstandes mit jungem Sporogon. 11, 12 Längsschnitte von Archegonien verschiedenen Alters. 13, 14 Querschnitte von solchen.

Die 2x-Generation.

Die jüngsten Entwickelungsstadien des Sporogons wurden noch nicht beobachtet. Offenbar findet die Differenzierung in Stiel und Kapsel schon frühzeitig statt. Verhältnismäßig frühe kann man auch die Differenzierung in Seta und Fuß sehen, welche aber später, da beide Organe etwa gleich dick sind, wieder undeutlich wird.

Die Kapselwand ist mit Ausnahme der Spitze (Fig. 63, 10), wie bei allen *Marchantiales*, einschichtig.

Einzelne Archesporzellen werden zu Elateren, der Rest bildet Sporen. Die Elateren besitzen 2 spiralförmige Verdickungsbänder. Die Streckung des Stieles findet erst statt, wenn die Kapsel beinahe reif ist. Die Kapsel öffnet sich nach und nach, so daß das Ausstreuen der Sporen,

durch die Drehung der Elateren unterstützt, lange Zeit in Anspruch nimmt. Abgesehen von dem langen Sporogonstiel sind also die Eigenschaften von *Monoclea* die der *Marchantiales*, und da die Sporogone nicht auf Receptaculis stehen, ist es wohl am besten, sie den *Corsinieae* anzuschließen; das männliche Receptaculum erinnert in mancher Hinsicht an das von *Corsinia*.

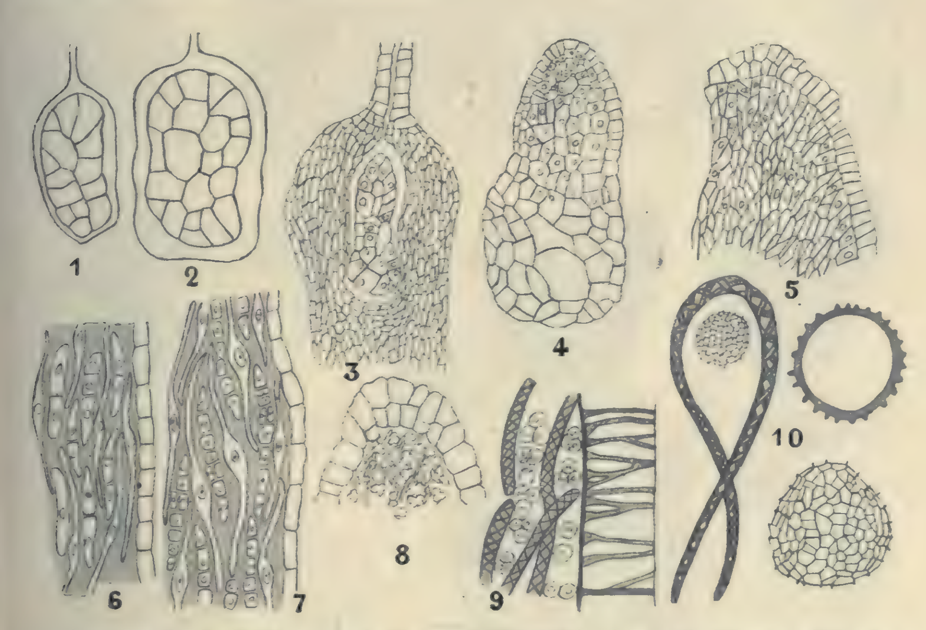


Fig. 63a. Monoclea Forsteri nach JOHNSON. 1, 2 Längsschnitte durch junge Sporogone. 3 Ein solches noch vom Archegon umschlossen. 4 Etwas älteres Stadium, die Differenzierung in Fuß, Seta und Kapsel beginnend. 5 Längsschnitt durch einen Teil der Kapsel. 6, 7 Längsschnitte durch ältere Kapseln, die erste die Elateren und die Mutterzellen der Sporenmutterzellen, die zweite die Elateren und die Sporenmutterzellen zeigend. 8 Längsschnitt durch den oberen Teil einer nahezu reifen Kapsel, die Zweischichtigkeit der Wand an jener Stelle zeigend. 9 Längsschnitt durch einen Teil der reifen Kapsel. 10 Elateren und Sporen.

An die Unterfamilie der *Corsinioideae*, von welchen die *Monocleae* vermutlich einen Seitenzweig bilden, können wir die Unterfamilie der

Targionieae

unmittelbar anschließen. Sie ist dadurch charakterisiert, daß die Sporogone einzeln auf der Unterseite gewöhnlicher Fronslappen stehen, während die Antheridien auf der Oberseite kleiner scheibenförmiger Adventivsprossen vorkommen. Die Sporogone sind von einem zweilappigen Involucrum umgeben.

Zu dieser Unterfamilie gehören zwei Genera: *Targionia*, mit einer europäischen und 4 außereuropäischen Arten, und *Cyathodium*, ein tropisches Genus, von welchem eine Art in Schottland gefunden sein soll. Da *Cyathodium* nach den Untersuchungen LANGS (On the Morphology of *Cyathodium*, Annals of Botany, Vol. 19, 1905, p. 411—425, 2 Tafeln) als ein infolge seines Lebens an außerordentlich feuchten Standorten redu-

zierter naher Verwandter von *Targionia* betrachtet werden kann, können wir uns auf die Besprechung von

Targionia

beschränken.

Targionia hypophylla L.

ist ein Pflänzchen vom Habitus einer großen *Corsinia.*

Es besitzt gut entwickelte Luftkammern mit speziellen Assimilatoren und Atemöffnungen. An der Unterseite des Thallus stehen 2 Reihen von Bauchschuppen. Unmittelbar hinter dem Vegetationspunkt entstehen aus den dorsalen Segmenten der Scheitelzelle eine Anzahl von

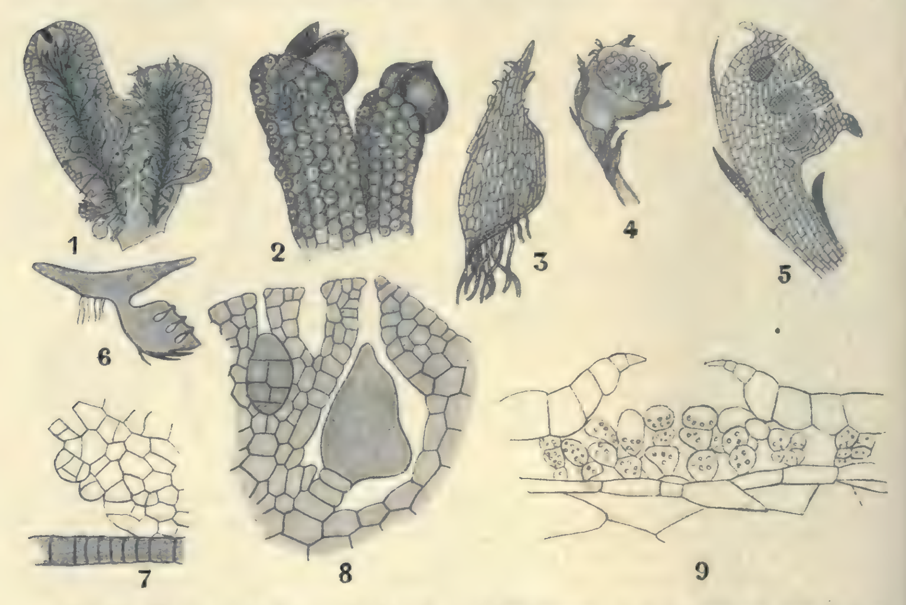


Fig. 64. Targionia hypophylla L. nach SCHIFFNER. 1 Ventralansicht einer Pflanze mit einer weiblichen Hülle (links oben) und mehreren männlichen Aesten. 2 Zwei Fronslappen mit reifen Fruchthüllen. 3 Bauchschuppe. 4 Männlicher Ast. 5, 6, 8 Längsschnitte durch männliche Aeste. 7 Längsschnitt durch die Thallusspitze mit jungen Archegonien. 9 Längsschnitt durch eine Atemhöhle.

Archegonien. Die Archegoniengruppe wird nun durch das eigentümliche Wachstum des Thallus auf dessen Unterseite gerückt, wo sich aber nur eins der befruchteten Archegonien zu einem Sporogon entwickelt, das also nahe dem Vorderrand eines Lappens an der Unterseite des Thallus steht.

Unmittelbar nach der Befruchtung entwickelt sich um die junge Frucht herum ein Involucrum, welches aus zwei klappenförmigen Gewebewucherungen besteht. Anfänglich ist dieses Involucrum ziemlich weit geöffnet, bald aber schließen die gezähnten Ränder der Klappen so dicht zusammen, daß das Involucrum wie mit einer Naht zusammengeheftet erscheint.

Ist die Frucht reif, so reißt das Involucrum der Naht entlang auf und öffnet sich wie die Schalen einer Muschel. Die Kapsel ist sehr kurz, mit einschichtiger Wand, enthält außer Sporen auch Elateren und zerreißt unregelmäßig. Die Sporen bilden zwei Keimschläuche, meist

an den entgegengesetzten Polen; von diesen wird der eine zum ersten Rhizoid, der andere zum eigentlichen Keimschlauch. Alsbald entsteht in einer der durch Teilung des Keimschlauches gebildeten Zellen eine Scheitelzelle, welche den Thallus weiter aufbaut.

Die Antheridien entwickeln sich auf kleinen scheibenförmigen Adventivsprossen der weiblichen Pflanzen (Fig. 64, 1). Sie entstehen an der Thallusunterseite, wachsen seitlich aus und krümmen sich aufwärts. Das Receptaculum gleicht in erwachsenem Zustande dem von *Monoclea*, die Entwickelung ist aber nicht bekannt.

Die Entwickelung der 2x-Generation ist durch CAMPBELL bekannt geworden. Es stellte sich heraus, daß sie die einer typischen *Marchantiale* ist. Die erste Wand ist horizontal und zerlegt den Embryo



Fig. 64a. Targionia hypophylla nach CAMPBELL. 10 Längsschnitt durch den Thallus. 11 Ein solcher durch das noch in die Calyptra eingeschlossene Sporogon. 12 Längsschnitt durch den oberen Teil der Kapsel. 13 Teil des Archespors. 14—17 Keimungsstadien.

in zwei nicht zu ungleiche Stücke. Quadranten- und Oktantenwände treten alsbald in beiden Hälften auf, so daß der junge Embryo dann aus 8 ungefähr gleichen Zellen besteht.

Nachdem die ersten Antiklinen in den Oktanten entstanden sind, ist keine bestimmte Reihenfolge bei den folgenden Teilungen bemerkbar. Die untere Hälfte entwickelt sich zum sehr großen Fuße, die obere zur Kapsel, welche eine einschichtige Wand hat. Ein Teil der Sporenmutterzellen entwickelt sich zu Elateren.

Die ursprünglich einschichtige Archegonienwand bildet sich zu einer Calyptra aus, welche 4 oder 5 Zellschichten dick ist.

Targionia schließt sich also sofort an die *Corsinioideen* mit speziellen Assimilatoren in den Luftkammern, d. h. also an *Boschia* an.

An die *Corsinioideen* müssen wir weiter eine höher als die *Targionioideae* entwickelte Unterfamilie angliedern, nämlich die Unterfamilie der

Clevieae.

Sie ist dadurch charakterisiert, daß bei ihr die Sporogone auf einem gestielten Köpfchen, einem sogenannten Carpocephalum, stehen.

Dieses Carpocephalum ist selten (*Peltolepis*) wie bei den *Marchantieae* ein metamorphosiertes Verzweigungssystem, meist ein metamorphosierter Zweig oder eine rein dorsale Gewebewucherung. In jeder Hülle wird bloß ein Archegon angelegt.

In den Fällen, wo das Carpocephalum nur eine dorsale Thalluswucherung ist, kann man sich diese aus einem ähnlichen Receptaculum entstanden denken, wie das, auf welchem bei *Monoclea* die Antheridien stehen. Bei solchen Formen zeigt der Querschnitt des Carpocephalumstieles keine Spur von Rhizoiden.

Diese sind hingegen vorhanden, wenn der Carpocephalumstiel ein metamorphosierter Thalluslappen ist. Ist er also morphologisch ein metamorphosierter Zweig, so finden wir in dem Carpocephalumstiele eine Rinne mit Rhizoiden, ist er dagegen ein umgebildetes Zweigsystem (*Peltolepis*), so finden wir deren zwei, während bei den *Marchantieen*, bei denen das Verzweigungssystem aus mehr als zwei Zweigen bestehen kann, auch mehr als zwei Rhizoidrinnen im Carpocephalumstiel angetroffen werden können.

Den aus einem metamorphosierten Zweig entstandenen Carpocephalumstiel kann man sich aus den primitiven Formen, bei denen er nur eine dorsale Wucherung ist, dadurch entstanden denken, daß die Geschlechtsorgane in die Nähe des Vegetationspunktes der Thalluslappen verschoben und daß letztere in die Bildung des Carpocephalums mit einbezogen worden sind.

Betrachten wir nun die *Clevieae* etwas näher, so sehen wir, daß sie in 2 scharf getrennte Untergruppen zerlegt werden können, nämlich in *Astroporen* und *Operculaten*. Die Namen dieser Gruppen sind jedoch nicht glücklich gewählt, denn die durch sie angedeuteten Merkmale, nämlich das Vorkommen sternförmiger Stomata bei den *Astroporen*, ist nicht auf diese Gruppe beschränkt, und das Aufspringen der Kapsel mittels eines Deckels kommt nicht bei allen *Operculaten* vor.

Es gibt aber, wie Solms nachweist, ein anderes Merkmal, welches diese von Leitgeb aufgestellten Gruppen scharf begrenzt. Bei den *Astroporen* nämlich enthalten die Luftkammern nie, bei den *Operculaten* stets spezielle Assimilatoren.

a) Die Astroporen.

Zu dieser Gruppe gehörte ursprünglich nur ein Genus: *Sauteria* Nees ab Esenbeck, das aber in den sechziger Jahren von Lindberg in 3 Genera, nämlich in *Peltolepis*, *Sauteria* und *Clevea* zerlegt wurde, welche jetzt zusammen die *Astroporen* bilden. Das von Schiffner in Engler und Prantl zu dieser Gruppe gebrachte Genus *Exormotheca* gehört, wie Solms nachwies, zu den *Marchantieae*.

Daß die Genera *Sauteria*, *Peltolepis* und *Clevea* so lange zu einem Genus vereint gewesen sind, liegt an ihrer großen Uebereinstimmung im Habitus. Anatomische Verschiedenheiten von einiger Konstanz konnte

denn auch SOLMS nicht finden, trotzdem er alle 3 Genera in lebendem Zustande untersuchte.

Bei allen besteht das Assimilationsgewebe aus leeren Luftkammern (Fig. 65, 1), welche in der Mediane der Thalluslappen ungefähr isodiametrisch polygonal sind, nach dem Rande hin nach und nach langgestreckt werden. Jede Kammer ist oben von einer einschichtigen Deckschicht geschlossen (Fig. 65, 1). In der Mitte der Deckschicht einer jeden Kammer liegt ein sternförmiges Stoma (Fig. 65, 2), welches von A. VOIGT (Beitr. z. vergl. Anatomie der *Marchantiaceen*) gut gezeichnet wurde, außer in der Oberansicht, der die ringförmige glashelle Membran fehlt (in unserer Fig. 65, 2 zu dunkel geworden), welche, von den Schließzellen ausgehend, den Porus verengt. Um die Spaltöffnung herum

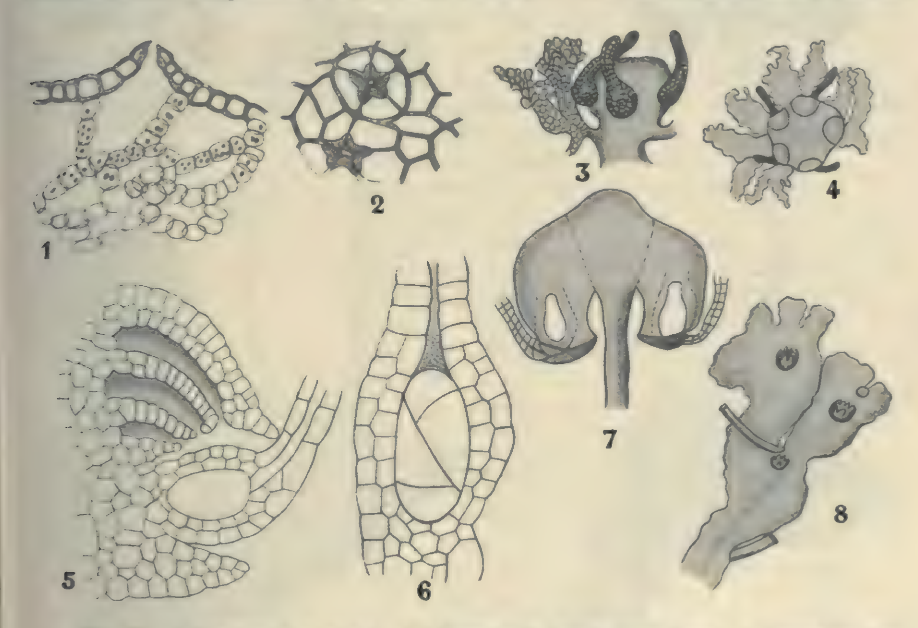


Fig. 65. I Sauteria alpina. 1 Längsschnitt durch einen Porus. 2 Porus von oben betrachtet. 3 Carpocephalum von der Seite, die Schuppen mit den Papillen zeigend. 4 Dasselbe von unten gesehen. 5 Längsschnitt durch den Rand eines jungen Carpocephalums, ein Archegon zeigend. 6 Längsschnitt eines jungen Sporogons. 7 Längsschnitt eines Carpocephalums. II 8 Peltolepis-Thallus von oben gesehen, nach LEITGEB und GOTTSCHE.

liegen, wie die Figur zeigt, eine Anzahl, meistens 5 Schließzellen mit Verdickungen der Unterseite ihrer nach der Spalte hin gerichteten Wände. Diese bewirken die Sternform der Spaltöffnungen.

Sind also keine anatomischen Verschiedenheiten zwischen unseren drei Gattungen aufzuweisen, so sind sie doch in anderer Weise wohl zu unterscheiden.

So kennzeichnet sich z. B. *Peltolepis* durch die lebhafte hellgrüne Farbe ihres Thallus, etwa von der Farbe einer *Lunularia*. Auch folgen bei ihr die Thallusverzweigungen bald aufeinander, und die Dichotomie ist ziemlich regelmäßig, so daß buchtige, fächerförmige, aneinandergeschlossene Lappen entstehen (Fig. 66 C), an denen sich die Vegetationspunkte, regelmäßig verteilt, in den Buchten des vorderen Randes finden.

Bei *Sauteria alpina* hingegen (Fig. 66 B) folgen die Gabelungen keineswegs so schnell aufeinander, dadurch werden die Stielstücke der Gabelungen viel länger und es entsteht ein Verzweigungssystem aus deutlich getrennten Dichotomien mit zungenförmigen Gliedern. Schreitet die Pflanze zur Fruktifikation, so hört meistens die Zweigbildung ganz auf, da an jeder Gabelung der eine Vegetationspunkt sein Wachstum einstellt und als randständige Einbuchtung einfach zur Seite rückt. Ausnahmen kommen zwar vor, aber doch selten. Ein fruktifizierender Sproß verbreitert sich



Fig. 66. A Clevea hyalina, B Sauteria alpina und C Peltolepis grandis nach P. JANZEN in MÜLLERs Bearbeitung der Lebermoose in RABENHORSTs Kryptogamenflora.

vorn schnell und ausgiebig, so daß er sich vom schmalen Hinterstücke aus herzförmig abhebt. Diese Fruchtsprosse sterben bald ab, die Pflanze wird aus kleinen ventralen Tochtergliedern regeneriert.

Bei *Clevea hyalina* (Fig. 66 A) ist, wenn die Pflanze fruktifiziert, von einem solchen Absterben noch nichts zu sehen. Die Form des Laubes ist von der bei der sonst sehr ähnlichen *Sauteria* nicht unwesentlich verschieden. Jeder Sproß ist ziemlich genau zungenförmig, nach vorn also nicht oder kaum verbreitert. Die Verzweigung ist spärlich, sie führt aber stets zu normaler Dichotomie, so daß die beiseite geschobenen rudimentären Gabelsprossen von *Sauteria* fehlen.

Die Figuren von *Sauteria* und *Peltolepis* zeigen schön den Unterschied zwischen beiden, indem bei *Sauteria* der beiseite geschobene Gabelsproß an dem rechten Lappen sehr gut zu sehen ist. Die Figur von *Clevea* läßt weniger gut die reine Zungenform des Thalluslappens erkennen.

Alle drei Genera besitzen zahlreiche Bauchschuppen, deren Spitzen, in der Jugend aufwärts gebogen, den Vegetationspunkt schützen (Fig. 67, C 1) und am Vorderrande der Lappen einen kleinen Bart bilden. Sie sind meistens durchsichtig und scheinen auf dem grünen Untergrunde milchweiß zu sein. Sie verschwinden zumal bei *Peltolepis* und *Sauteria* sehr bald, sind also bloß an den jüngsten Sproßteilen sichtbar. Sie entstehen bei allen 3 Gattungen nicht in einer, sondern in verschiedenen unregelmäßigen Reihen und decken sich dachziegelig. Es sind zunächst Zellfäden, welche durch laterale Teilungen später zu Zellplatten werden. Die Form ist bei sämtlichen 3 Gattungen ungefähr dieselbe: aus einem breiten, rundlich-dreieckigen, unsymmetrischen Basalteile verschmälern sie sich zu einer mehr oder weniger verlängerten Spitze. Diese Spitze ist zumal bei *Clevea* (Fig. 67, C 2) sehr deutlich, weniger bei *Sauteria* (Fig. 65, 3) und kann bei *Peltolepis*, deren Schuppen übrigens sehr klein sind, ganz fehlen. Der Rand der Spitze ist ferner bei *Sauteria* mit zahlreichen Keulenpapillen besetzt (Fig. 65, 3), welche bei *Clevea* ganz fehlen oder bloß an der Basis der Schuppen vorkommen (Fig. 67, C 2).



C

Die Schuppen des Carpocephalums zeigen die Verschiedenheiten oft am besten, sie sind hier nach GOTTSCHES Zeichnungen in RABENHORSTS Exsiccaten abgebildet. Bei *Peltolepis* haben die Schuppen des Carpocephalums dieselbe Form wie die von *Sauteria* und sind ebenfalls reichlich mit Papillen besetzt, die Spitze ist aber viel weniger entwickelt, die Schuppen sind überhaupt viel kleiner. Während also die vegetativen Verschiedenheiten nur schwer auffindbar sind, können wir das Genus *Clevea* leicht von den beiden anderen trennen, indem das Carpocephalum von *Clevea* eine reine Dorsalwucherung des Thallus ist (Fig. 67, C 1). Der Vegetationspunkt wird dadurch nicht beeinflußt, er wächst ungestört weiter, und so kann derselbe Lappen bisweilen mehrere Carpocephala hintereinander bilden.

Hingegen ist bei *Sauteria* und *Peltolepis* das gestielte Carpocephalum ein metamorphosierter Thalluszweig. Der Vegetationspunkt des Thalluslappens, der das Carpocephalum bildet, wird infolge interkalaren Wachstums mit emporgehoben und befindet sich also im Carpocephalum. Bei *Sauteria* ist dieser Vegetationspunkt ungeteilt, bei *Peltolepis* einmal gegabelt, so daß das Carpocephalum von *Sauteria* genau genommen ein Zweig, das von *Peltolepis* ein Verzweigungssystem ist.

Im Hinblick auf diese Eigenschaften sind die 3 Genera nun leicht zu unterscheiden, nämlich

Clevea: ohne Rhizoide im Carpocephalumstiel,

Sauteria: mit einer Rhizoidengrube (Fig. 67, 10) im Carpocephalumstiel,

Peltolepis: mit zwei Rhizoidengruben im Carpocephalumstiel.

Denn, da bei *Clevea* der Carpocephalumstiel nur eine dorsale Thalluswucherung ist, fehlen ihm Rhizoide, während sich diese bei den beiden anderen Gattungen, bei denen der Stiel wenigstens ein metamorphosierter ganzer Thalluslappen ist, normal entwickeln, und zwar eine Grube bei *Sauteria* mit einem, zwei bei *Peltolepis* mit zwei Vegetationspunkten im Carpocephalum.

Peltolepis stimmt also mit den *Marchantieae* darin überein, daß das Carpocephalum ein Verzweigungssystem ist, dennoch aber gibt es

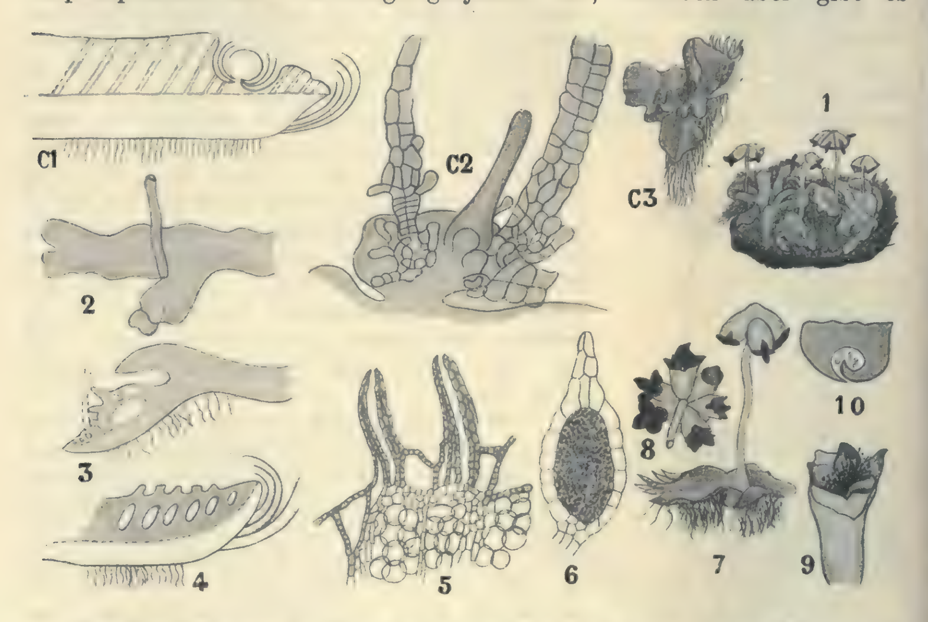


Fig. 67. I Clevea C1 Längsschnitt durch den Thallus, den dorsalen Ursprung des Carpocephalums zeigend. C2 Teil des Carpocephalums mit Schuppen. C3 Männliche Pflanze nach LEITGEB. II Sauteria alpina nach BISCHOFF und LEITGEB. 1 Habitus. 2 Fronslappen einer weiblichen Pflanze mit männlichem Ventralast. 3 Längsschnitt eines solchen. 4 Längsschnitt eines männlichen Astes. 5 Längsschnitt des Thallus. 6 Längsschnitt eines Antheridiums. 7 Carpocephalum von der Seite gesehen. 8 Dasselbe von unten. 9 Einzelne Fruchthülle mit aufgesprungener Kapsel. 10 Querschnitt des Carpocephalumstieles.

zwischen den *Clevieae* inkl. *Peltolepis* und den *Marchantieae* einen Unterschied. Bei den *Clevieae* und ebenso bei *Peltolepis* werden nämlich am Carpocephalum die Archegonien acropetal angelegt, bei den *Marchantieae* aber centripetal. Insoweit ist also das Köpfchen bei den *Clevieae* kein Verzweigungssystem, auch nicht bei *Peltolepis*, bei welcher es wohl sein Stiel ist, bei den *Marchantieae* hingegen ist auch das Köpfchen ein Verzweigungssystem.

LEITGEB erklärt dies so, daß bei den *Marchantieae* der Thallus sich vor Anlage der Archegonien mehrmals gabelt, bei *Peltolepis* aber tritt diese Gabelung erst ein, nachdem die Archegonien angelegt worden sind. *Clevea* ist ferner leicht an ihren roten Sporen kenntlich, während die von *Sauteria* braun, die von *Peltolepis* fast schwarz sind.

Was die Geschlechterverteilung betrifft, so ist *Clevea hyalina* rein diöcisch. Die ♂ Pflanzen haben dieselbe Form wie die ♀, sind auch ebenso groß und wachsen spärlich zwischen den weiblichen oder bilden gesonderte zusammenhängende Rasen. Der Antheridienstand bildet eine verlängerte, scharf begrenzte, polsterförmige Anschwellung der Laubmediane (Fig. 67, 4), aus der die langen farblosen oder etwas violetten Antheridienstifte (Fig. 67, 5) hervorragen. Diese stehen in zwei unregelmäßigen Reihen. Zwischen ihnen sind überall die normalen Kammern des Assimilationsgewebes vorhanden. *Sauteria alpina* ist meistens monöcisch und trägt die Antheridien, etwa wie *Targionia*, auf Adventivsprossen. Auch kommt es vor, daß die Antheridien auf der Frons hinter dem Carpocephalum stehen (paröcisch), und schließlich kommt sogar Diöcie vor. Die Anatomie des Antheridienstandes ist der von *Clevea* sehr ähnlich.

Peltolepis endlich ist stets monöcisch. Die Antheridien-Receptacula stehen hinter den Carpocephalis. Sie sind in vollkommenem Zustande flache, meistens braunviolette, ziemlich runde, bisweilen an der Hinterseite eingebuchtete Scheiben, welche von mehr oder weniger zahlreichen, kleinen, lanzettförmigen, violetten Schuppen umgeben sind und in seichten Vertiefungen des Laubes sitzen (Fig. 65, 8).

Die Kapseln der 3 Genera springen mittels eines ziemlich undeutlich begrenzten Operculum auf, das dabei zerbröckelt.

Zweifellos ist *Clevea hyalina* die primitivste Form; bei ihr ist das Carpocephalum nur eine dorsale Gewebewucherung; sie ist jetzt diöcisch, entstammt aber wohl einer monöcischen ausgestorbenen Form, von welcher wir dann, wie SOLMS bemerkt, *Sauteria* und *Peltolepis* ableiten können, unter der Annahme, daß die Archegonien mehr nach vorn angelegt wurden und den Vegetationspunkt veranlaßten, zu einem besonderen fertilen Zweig auszuwachsen, welcher sie mit emporhob. Bei *Peltolepis* ist dieser Zweig überdies noch gegabelt. Betrachten wir jetzt die zweite Untergruppe der *Clevieae*:

b) die Operculaten,

welche von der der *Astroporen* durch den Besitz spezieller Assimilatoren in den Luftkammern des Thallus scharf getrennt ist.

Als ihre einfachste Form ist das Genus

Plagiochasma L.

zu betrachten, von welchem 20 Arten in den wärmeren Gegenden der Erde, darunter 2 in Europa, bekannt sind.

Die Carpocephala sind gestielte, rein dorsale Bildungen, wie bei *Clevea* (Fig. 68, 5). Alle *Plagiochasmen* haben 2 Reihen von Bauchschuppen (Fig. 68, 3), welche an ihrem Vorderrande in Lappen ausgezogen erscheinen. Die Atemöffnungen sind einfach (Fig. 69, 1—6), bisweilen aber schichten sich die Zellen übereinander und bilden so einen rudimentären Schornstein, wie dies auch bei *Marchantia* vorkommt (Fig. 69, 6). Die Randzellen (Fig. 69, 1) liegen radiär, oft sind aber die Stomata sehr klein, und falls nur 4 Randzellen vorhanden sind (Fig. 69, 1) und ihre Anordnung dadurch undeutlich geworden ist, werden sie leicht übersehen.

Die speziellen Assimilatoren sind hier plattenförmig, so daß nur ein genaues Studium der Entwickelung zu zeigen vermag, daß wir es hier nicht mit Kammern ohne spezielle Assimilatoren zu tun haben.

Die Thalli sind gegliedert, sei es durch Sprossung aus der Spitze, sei es durch die Bildung von ventralen Sprossen.

Auf dem jüngsten Carpocephalum, welches LEITGEB zu Gesicht kam (Fig. 69, 9) und welches von jungen Schuppen umgeben war, standen zwei Archegonien, später kommt ein drittes hinzu. Infolge des Wachstums des Carpocephalums, welches um die Archegonien herum am schwächsten, in der Mitte am stärksten ist, werden die Archegonien

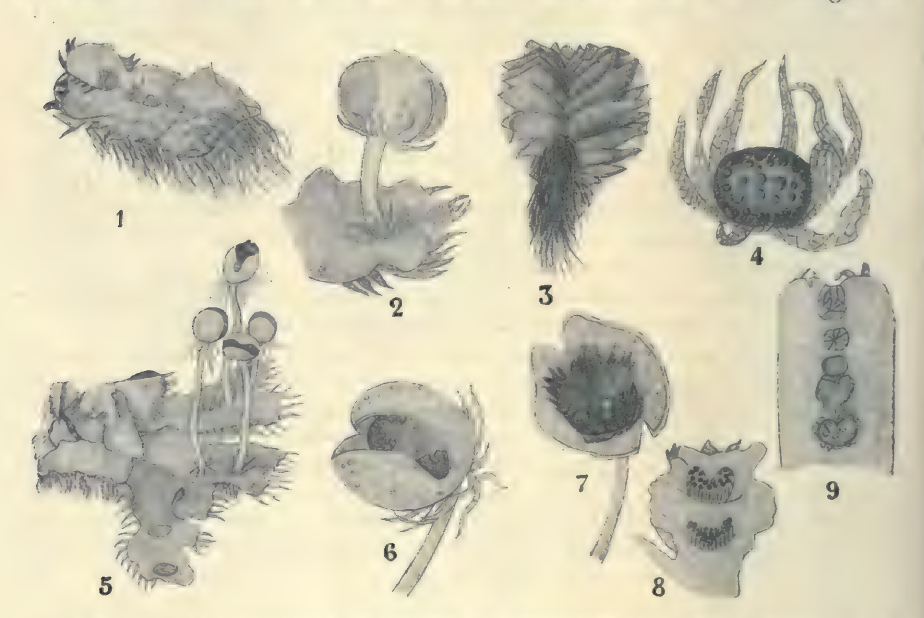


Fig. 68. Plagiochasma nach BISCHOFF, SCHIFFNER (Fig. 2) und GÖBEL (Fig. 9). I Plagiochasma rupestris. 1 Teil der Frons mit ganz jungen, noch sitzenden Carpocephalis. 2 Teil der Frons mit einem entwickelten Carpocephalum; man sieht die beiden dunkel gefärbten Kapseln durchschimmern. II A. nepalensis. 3 Fronslappen von der Ventralseite mit den Ventralschuppen. 4 Ganz junges, noch sitzendes, von den Hüllschuppen umgebenes Carpocephalum. 5 Thallus mit zwei weiblichen Carpocephalatragenden Lappen und einem nach vorn gerichteten Lappen mit Antheridienständen. 6 1-fächeriges Carpocephalum, geöffnet, mit aufgesprungener Kapsel. 7 Ein solches weiter geöffnet. 8 Thalluslappen mit Antheridienständen. III Plagiochasma Aitonii. Thalluslappen mit Antheridienständen.

durch eine Art von Ueberwölbungsvorgang in spaltenförmige Gruben versenkt. Durch weiteres Wachstum des Carpocephalums werden die Archegonien auf die Unterseite, unter den Rand geschoben, und ihre Hälse krümmen sich empor.

Um die Archegonien herum wird nun eine zweilappige Hülle (Fig. 69, 11) gebildet, aus der nur der Hals des Archegons hervorragt. Die Kapsel ist so gut wie ungestielt, der untere Teil der Wand besteht aus dünnwandigen, der obere aus dickwandigen Zellen. Dieser deckelförmige Teil zerbröckelt bei der Reife, der untere bleibt als gezähntes, unregelmäßiges Becherchen stehen (Fig. 68, 7).

Bei einigen Arten, z. B. bei *P. rupestris*, scheinen die Archegonien oben auf dem Carpocephalum stehen zu bleiben, und nachdem die zweilappige Hülle gebildet ist, biegt sich überdies noch der Rand des Carpocephalums aufwärts. Bei der Stielbildung des Carpocephalums werden die das Carpocephalum umhüllenden Schuppen emporgehoben (Fig. 68, 2) und umgeben das Köpfchen wie ein Kelch die Krone einer Blume (Fig. 68, 6).

Die Antheridien werden auf ungestielten polsterförmigen Receptakeln in der Mediane der Thalluslappen gebildet (Fig. 68, 9). Sie sind zunächst völlig von Schuppen bedeckt, welche später, wenn sich der

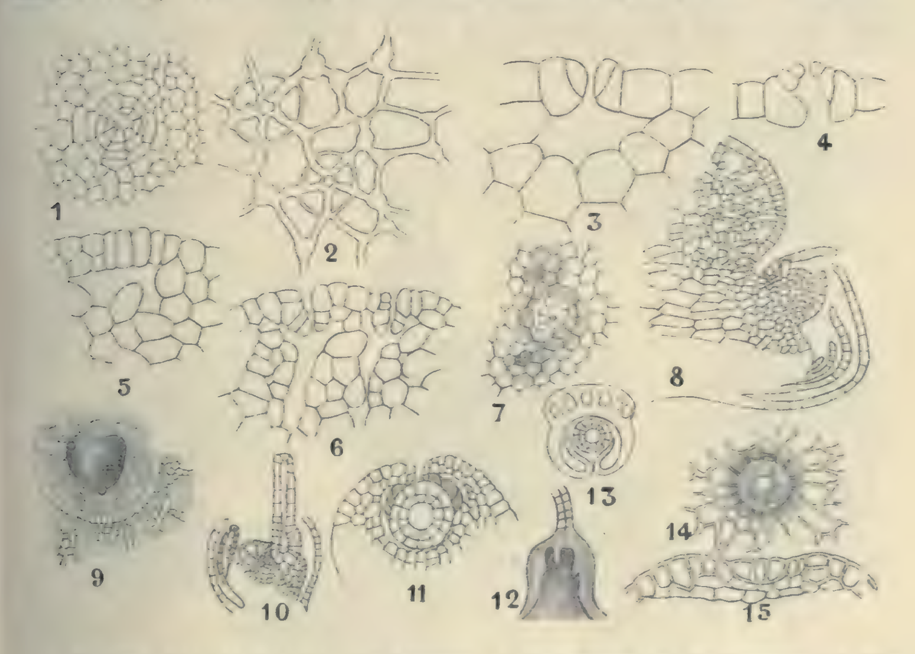


Fig. 69. Plagiochasma nach LEITGEB. 1 Atemöffnung am Thallusrande. 2 Eine solche am älteren Thallus. 3, 4 Längsschnitte durch Atemöffnungen, 5 durch eine geschlossene Atemöffnung. 6 Längsschnitt zweier Atemöffnungen. 7 Atemöffnung von oben gesehen. 8 Längsschnitt durch den Scheitel einer jungen weiblichen Scheibe. 9 Junges Carpocephalum von oben gesehen. 10 Längsschnitt eines etwas älteren Carpocephalums. 11 Eine Hülle mit dem eingeschlossenen und einen Embryo enthaltenden Archegon, quer durchschnitten. 12 Calyptra. 13 Schematische Darstellung des Querschnittes der Fig. 11. 14 Oberflächenansicht, 15 Längsschnitt der Kapselscheitel mit der deckelartigen Bildung.

Antheridienstand vergrößert (Fig. 68, 9 unten), zurückgebogen werden, so daß nur deren Spitzen sichtbar bleiben.

Während also bei *Plagiochasma* die Carpocephala wie bei *Clevea* dorsale Wucherungen der Frons sind, sind sie bei den hierhergehörigen Gattungen *Fimbriaria*, *Duvalia*, *Grimmaldia* und *Reboulia* metamorphosierte Sprosse wie bei *Sauteria* und besitzen also eine Rhizoidengrube im Carpocephalumstiele.

Die *Astroporen* und die *Operculaten* sind also vollkommen parallele Reihen, die erstere ohne, die zweite mit speziellen Assimilatoren in den

Luftkammern. Die höchst entwickelte Unterfamilie der *Marchantiaceae* ist die der

Marchantieae

oder *Compositen*, sogenannt, weil das Carpocephalum ein Verzweigungssystem ist. In dieser Hinsicht läßt sich von den *Clevieae* oder *Simplices* nur *Peltolepis* mit ihnen verwechseln, die sich aber doch noch dadurch von ihnen unterscheidet, daß bei ihr am Carpocephalum die Archegonien acropetal angelegt werden, während sie bei den *Marchantieae* zentripetal entstehen, die jüngsten sich also in der Mitte befinden. Auch hat bei *Peltolepis*, wie bei allen *Clevieae*, jedes Archegonium seine eigene Hülle, während bei den *Marchantieae* eine Anzahl von Archegonien eine gemeinsame Hülle besitzt. Nur bei *Fegatella* wird ein Archegon innerhalb der

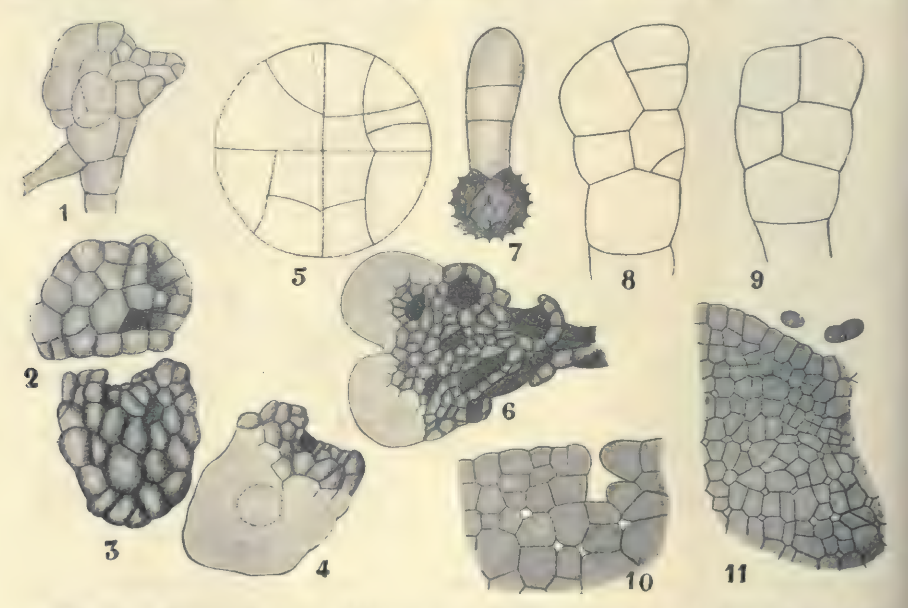


Fig. 70. Plagiochasma Aitonii nach SCHOSTAKOWITSCH. 1 Junge Keimscheibe von der Seite. 2 Dieselbe von oben. 3 Keimscheibe mit jungen Pflänzchen von oben. 4 Keimscheibe von unten, der Kreis gibt die Insertionsstelle des Keimschlauches an. 5 Schema des Verlaufes der Teilungswände der Keimscheibe. 6 Junge Pflanze mit Kanälen und Vertiefungen. 7—9 Keimungsstadien der Sporen. 10 Längsschnitt durch eine Atemöffnung. 11 Dorsale Oberfläche des Scheitelrandes mit jungen Atemöffnungen; die beiden letzten Figuren nach LEITGEB.

Hülle gebildet, und hier besitzt der Carpocephalumstiel nur eine Rhizoidenrinne, obgeich das Carpocephalum deutlich ein Verzweigungssystem darstellt. Uebrigens hat die zweifellose komposite *Lunularia* gar keine Rhizoidenrinne im Stiel, woraus keineswegs geschlossen werden darf, daß dieser Stiel nur eine dorsale Thalluswucherung ist, sondern es geht daraus hervor, daß der metamorphosierte Carpocephalumsproß seine Rhizoide zum Teil (*Fegatella*) oder ganz (*Lunularia*) verlieren kann. Man muß also immer die Entwickelungsgeschichte zu Rate ziehen, um zu entscheiden, ob ein Carpocephalumstiel ohne Rhizoidenrinne eine Dorsalwucherung des Thallus, ein metamorphosierter Sproß oder ein metamorphosiertes Verzweigungssystem ist.

Als einfachste *Composite* ist

Exormotheca

zu betrachten, welche ebenfalls von SOLMS-LAUBACH näher untersucht wurde.

Exormotheca pustulosa

wurde von JOHNSON auf Madeira entdeckt und an MITTEN gesandt, der sie in seiner Bearbeitung der *Hepaticae* in „F. DE CANE GODMAN, Natural History of the Azores or Western Islands" 1870 beschrieb.

Die Pflänzchen wachsen, durch Zwischenräume getrennt, auf dem roten Tonboden der Insel. Ganz geschlossene Rasen scheinen nicht vorzukommen.

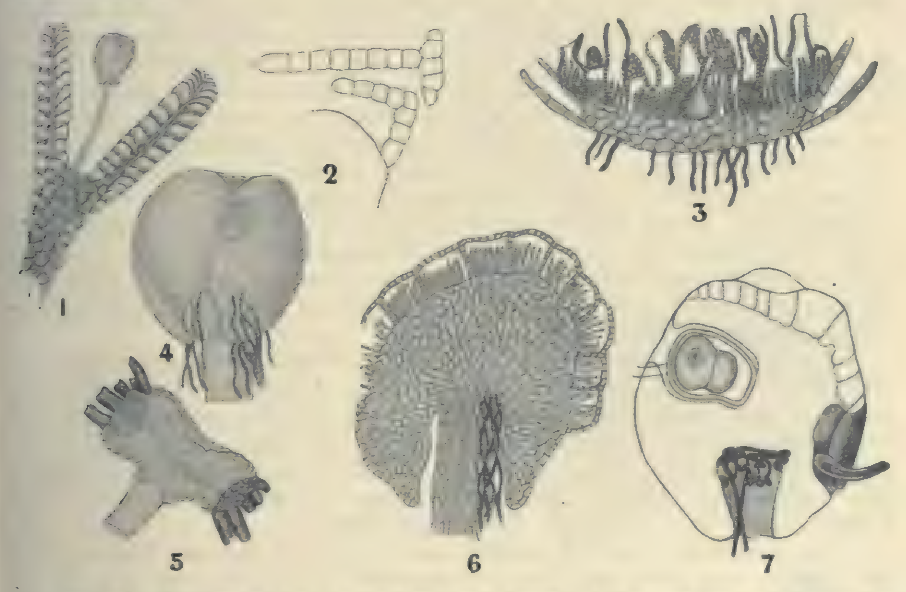


Fig. 71. Exormotheca pustulosa nach SOLMS. 1 Habitus einer fruktifizierenden Pflanze. 2 Junge Ventralschuppen vom Vorderrand aus gesehen, die rechtwinkelig umgebogenen einfachen Haarpapillen zeigend. 3 Querschnitt des Sprosses. 4 Carpocephalum. 5 Ein solches nach Aufspringen der Kapsel. 6 Längsschnitt des Carpocephalums, die Luftkammern an der Oberfläche zeigend. 7 Ebenso, die Vertiefungen mit den Archegonien getroffen.

Die Frons ist ein bis 12 mm langer, einfacher Sproß, oder ein spärlich gegabeltes System, mit weiter Gabelung (Fig. 71, 1), linienförmig und 1,5—2 mm breit.

Die Gabeläste sind grubig vertieft und tragen jederseits unter dem Rande eine Reihe von Bauchschuppen. Uebrigens ist die nackte plankonvexe Bauchseite mit zahlreichen Rhizoiden besetzt. Diese sind zum Teil Zäpfchenrhizoide, zum Teil glattwandig. Die Bauchschuppen decken sich dachziegelig und ragen über den Thallusrand hervor, um den sie sich herumkrümmen, so daß sie auch von oben sichtbar sind (Fig. 71, 1). An der Basis sind sie tief purpurn, ihr Rand ist hyalin, aber mit Nestern von purpurfarbigen Zellen versehen.

Wie bei vielen *Marchantiaceen* nehmen die in gewöhnlicher Weise aufgeweichten getrockneten Thalli nur sehr unvollkommen ihre ursprüng-

liche Form wieder an. In nachstehender Weise läßt sie sich aber, wie SOLMS fand, sehr schön wiederherstellen. Die zunächst mit möglichst wenig Wasser gereinigten Thalli werden wiederholt in konzentrierter Milchsäure aufgekocht und verbleiben darin 24—48 Stunden. Nach Auswaschen der Säure werden sie in verdünnte Kalilauge gelegt und nach genügender Aufhellung wieder in Wasser gebracht. Es ist nötig, die Kalibehandlung im richtigen Moment zu unterbrechen, da die Objekte sonst zu weich werden. Man kann dann die Durchsichtigkeit durch Zufügung von Glyzerin erhöhen und, wenn nötig, die Membranen durch Färbung mit Kongorot deutlicher machen. Man kann dann die nötigen Schnitte mit der Starnadel auf dem Objektglase oder zwischen den Fingern machen. Einfache Queroder Längsschnitte macht man aber besser von trockenem Material und behandelt dieses nachträglich in der beschriebenen Weise. Dieselbe Methode hat sich auch sonst bei *Marchantiaceen* und anderweitig bewährt.

Der Vegetationspunkt liegt in einer tiefen, steilen Grube an der Spitze der Thalluslappen und wird von den Ventralschuppen ganz bedeckt. Man sieht weiter, daß die jungen Schuppen ein haarförmiges Anhängsel haben (Fig. 71, 2), welches horizontal nach hinten gerichtet ist und aus der engen Grube dorsal hervorragt. Anatomisch zeigt sich die gewöhnliche *Marchantiaceen*-Struktur; an der Unterseite ein dichtes Parenchym, an der Oberseite die stumpfen, polygonalen, ziemlich hohen Luftkammern, deren senkrechte Wände nur hier und dort zweischichtig sind. Der Deckel dieser Kammern ist einschichtig, aufwärts gebogen, oder die Biegung findet nur in der Mitte statt, in welchem Falle ein Schornstein entsteht, an dessen Spitze das Stoma liegt, von einem Kreise kleiner isodiametrischer Zellen umgeben.

Aus der Basis einer jeden Kammer sprossen unverzweigte, fadenförmige, spezielle Assimilatoren hervor (Fig. 71, 3). Die Exemplare aus dem Herbar, welche SOLMS untersuchte, waren alle monöcisch. Bei 3 der 4 untersuchten Exemplare befand sich der Antheridienstand hinter dem Carpocephalum, beim 4. stand er auf einem gesonderten Lappen der weiblichen Pflanze. Es wurden aber an anderem Material aus LINDBERGS Herbar diöcische Exemplare gefunden.

Das Carpocephalum ist gestielt und entspringt aus der Einbuchtung des Thallus oder steht zwischen 2 verlängerten Gabelsprossen (Fig. 71, 1). Die Basis des Stieles ist vollkommen nackt, ohne irgendwelche Schuppen, und steht in einer flachen Grube an der Dorsalseite, welche dadurch noch mehr hervortritt, daß die Epidermiskegel der benachbarten Luftkammern sowohl von hinten als von den Seiten sich strahlenartig nach ihr hinneigen.

Der Stiel ist 10—15 mm lang, farblos und vorn mit einer Rhizoidengrube versehen, welche sich unmittelbar in die Thallusgrube fortsetzt und mit Zäpfchenrhizoiden gefüllt ist.

Das Carpocephalum ist ziemlich kugelig, nur von einer über die Spitze verlaufenden Grube in zwei undeutliche Lappen geteilt (Fig. 71, 4), welche median zum Tragsproß stehen. Abwechselnd mit jenen Lappen, links und rechts also auf jeder Flanke, steht eine junge Kapsel, welche ganz vom Gewebe des Köpfchens umschlossen ist und ziemlich horizontal steht, bisweilen sogar etwas aufwärts gerichtet ist.

An der Stelle, wo das Köpfchen an den Stiel grenzt, ist keine Spur von Schuppen vorhanden, doch finden wir dort eine Gewebewucherung, welche manschettenartig um den Stiel herunterhängt (Fig. 71, 6). In der Grube zwischen dem Stiel und der Manschette und auch an ihrer Innenseite wachsen gewisse Zellen zu Zäpfchenrhizoiden aus.

Wie meistens bei den *Marchantiaceen*, besteht die Hauptmenge des Carpocephalums aus einem farblosen Parenchym, an der Peripherie sind aber Luftkammern mit Assimilatoren vorhanden (Fig. 71, 6).

In diesen werden wohl Stomata angelegt, können aber nicht zur Entwickelung kommen, es fehlen also die eigentlichen Schornsteine.

Die Archegonien (Fig. 71, 7 rechts) sind vollkommen nackt, keine Spur eines Perianths ist vorhanden, sie stehen in einer flachen Grube, aus welcher ihre Hälse hervorragen. Die Grube liegt auf der Flanke des Carpocephalums, etwa in der Höhe der Einpflanzung des Stieles, sie wird von beiden Seiten durch die einwärts gebogenen Lippen in der Weise überdacht, daß sie von oben betrachtet als eine enge, senkrechte

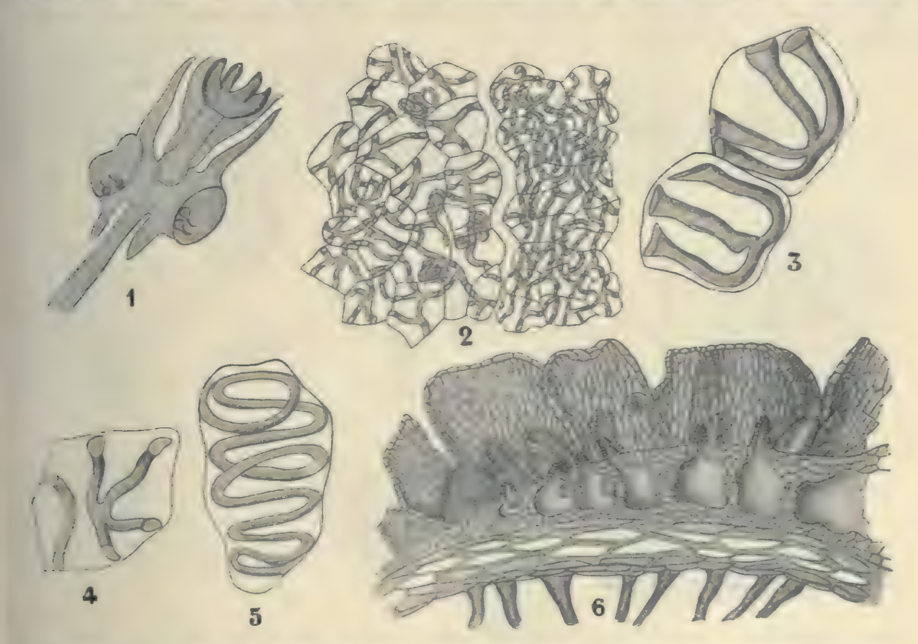


Fig. 72. Exormotheca pustulosa, nach SOLMS. 1 Abnormes Carpocephalum. 2 Größeres Stück der Kapselwand und der Grenze des Operculums von außen gesehen. 3 Zwei Zellen der Kapselwand von der Seite gesehen. 4 Ebensolche von außen gesehen. 5 Eine der elaterenartigen Zellen, welche der Innenseite des Operculums anhaften. 6 Längsschnitt des Antheridienstandes.

Spalte erscheint. Später kommt jene Grube durch Basalwachstum des Carpocephalums weiter oben zu liegen, die Spalte bleibt bestehen. Das junge Sporogon ist von der Calyptra, welche der Grube, in der sich das Sporogon befindet, angedrückt ist, umgeben (Fig. 71, 7 links).

In gewissen Fällen war in jeder Grube nur e i n Archegon auffindbar, in anderen aber mehrere, bis fünf, und dies ist wichtig, weil daraus die Zugehörigkeit unserer Pflanze zu den *Compositen* hervorgeht.

Die Sporogone pressen sich nun später durch die Spalten zum Teil nach außen, das Köpfchen kollabiert und erhält dann Hammerform (Fig. 71, 5); das Sporogon ist gestielt, die Theca glashell.

In einem abnormen Falle wurden 3 Früchte gebildet (Fig. 72, 1).

Die Kapselwand zerreißt in unregelmäßigen Klappen und streut die Sporen und Elateren aus. Die reife Kapsel stimmt in Form,

Oeffnungsweise und Wandstruktur wesentlich mit der von *Sauteria alpina* überein.

Im Gegensatz zu *Lunularia* hat die Kapselwand Ringfasern (Fig. 72, 2—5). Die Sporen zeigen eine von *Sauteria* abweichende, mit *Corsinia* übereinstimmende Struktur.

Der Antheridienstand (Fig. 72, 6) ist grün, aber bisweilen durch Rotfärbung der Stifte rötlich und dann leicht zu entdecken. Er bildet eine langgestreckte, fast linienförmige, etwas wulstartige Erhebung, welche von zahllosen Luftkammerkegeln bedeckt ist. Zwischen diesen stehen die griffelförmigen Antheridienstifte in zwei unregelmäßigen Mittelreihen. Schuppen fehlen gänzlich, die Antheridien selber sind noch unbekannt, nur ihre Reste wurden in den Höhlungen, deren Ausfuhröffnungen die Stifte bilden, gefunden.

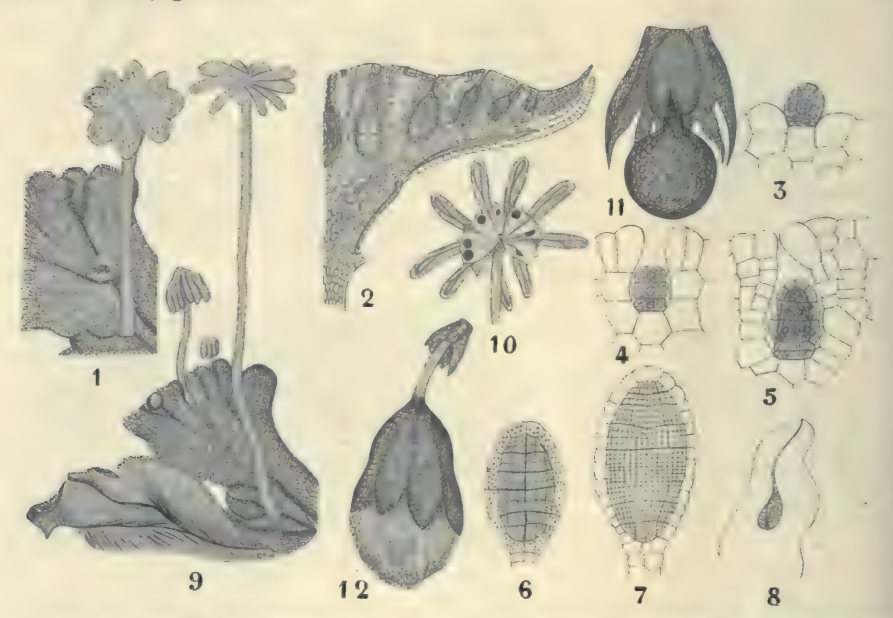


Fig. 73. Marchantia polymorpha. 1 Teil einer männlichen Pflanze mit Brutbecherchen. 2 Längsschnitt des Antheridienstandes. 3—7 Entwickelung der Antheridien. 8 Spermatozoen. 9 Teil einer weiblichen Pflanze. 10 Carpocephalum von unten gesehen. 11 Sporogon mit Calyptra und Perianth von der Seite. 12 Aufgesprungenes Sporogon nach Kny, Strasburger und Luerssen.

Eine zweite *Exormotheca*-Art ist die von Lindley als *Myriorhynchus fimbriatus* S. O. Lindberg beschriebene Pflanze aus Brasilien.

Exormotheca ist also durch das komposite Carpocephalum und die vielen Archegonien in jeder der beiden Archegongruben als einfache *Marchantiee* gekennzeichnet und muß an das untere Ende dieser Gruppe gestellt werden.

Betrachten wir nun schließlich noch eine der höchsten *Compositen*, als welche ich

Marchantia polymorpha

wähle, eine Art, welche über die ganze Erde verbreitet vorkommt und auf Grabenrändern, an offenen Bodenstellen, ja sogar zwischen Straßen-

steinen anzutreffen ist. Wie fast alle *Marchantiaceae* ist sie ein Xerophyt, der offene Stellen bevorzugt; mit Recht bemerkt LANG in seinem Aufsatz über *Cyathodium*, daß dem eigentlichen tropischen Regenwalde, außer an offenen Stellen, wie an den Wegrändern, die *Marchantiaceae* fehlen, da diese so große Feuchtigkeit nicht lieben. Was LANG auf Ceylon sah, läßt sich auch auf Java beobachten.

Unsere Art ist streng diöcisch und es sind sowohl die weiblichen (Fig. 73, 9) als die männlichen (Fig. 73, 1) Gametöcien gestielt.

Der köpfchenförmige Teil der Gametöcien ist 4—10 strahlig; die Strahlen der Andröcien sind breit und kurz, die der Gynöcien viel länger und schmäler, so daß die Andröcien einer mehr oder weniger



Fig. 74. Entwickelung der Spermatozoen von Chara nach MOTTIER. 1 Spermatogene Zelle, von oben gesehen, der Blepharoplast erscheint als eine dickere Linie an der Peripherie des Plasmas oberhalb und unterhalb des Kernes. 2 Zwei spermatogene Zellen von der Seite gesehen, unten links bei jeder der Blepharoplast sichtbar. 3—11 Weitere Stadien der Entwickelung des Blepharoplasten. 12 Zwei spermatogene Zellen, die obere von oben gesehen, die untere im optischen Längsschnitt, in letzterer rechts 2 mondförmige Körper, die Querschnitte des Blepharoplasten, welche zeigen, daß dieser ein konvex-konkaves Band ist.

lappigen Scheibe, die Gynöcien mehr einem aufgespannten Regenschirm gleichen, an dessen ramponiertem Gestell nur schmale Streifen des Ueberzuges übrig geblieben sind. Der Stiel enthält in beiden Fällen Rhizoidengruben.

Im Thallus sind große Luftkammern mit *Opuntia*-artigen, speziellen Assimilatoren vorhanden (Fig. 77, 7). Die Seitenwände der Luftkammern schimmern durch die Deckschicht hindurch, infolgedessen erscheint der Thallus, von oben gesehen, gefeldert (Fig. 73, 1, 9). In der Mitte einer jeden Kammer liegt eine große schornsteinförmige Atemhöhle (Fig. 77, 7).

Die Antheridien sowohl wie die Archegonien werden an der Oberseite des noch ungestielten Hutes angelegt. Die Antheridien bleiben dort und werden durch Wucherung des umgehenden Gewebes umwallt,

so daß sie schließlich in den Hut versenkt sind. Sie werden in acropetalen Reihen auf jedem Strahl gebildet, so daß sie zu verschiedenen Zeiten reifen und also während langer Zeit Spermatozoen vorhanden sind.

Sie sind nach dem gewöhnlichen *Marchantiaceen*-Typus aufgebaut (Fig. 73, 3—7).

Der erste, der modern-cytologische Studien über die Bildung von Lebermoos-Spermatozoen machte, war GUIGNARD (Développement et constitution des Anthérozoides, Revue générale de Bot., T. 1, 1889, p. 1). Er meinte, daß der Körper der Spermatozoen bei *Chara* und den *Archegoniaten* ausschließlich aus dem metamorphosierten Zellkern bestehe.

BELAJEFF hingegen entwickelte auf Grund seiner Untersuchungen an *Chara*-Spermatozoen die jetzt allgemein angenommene Lehre, daß der Körper der Spermatozoen eine ganze Gamete ist. (Ueber Bau und

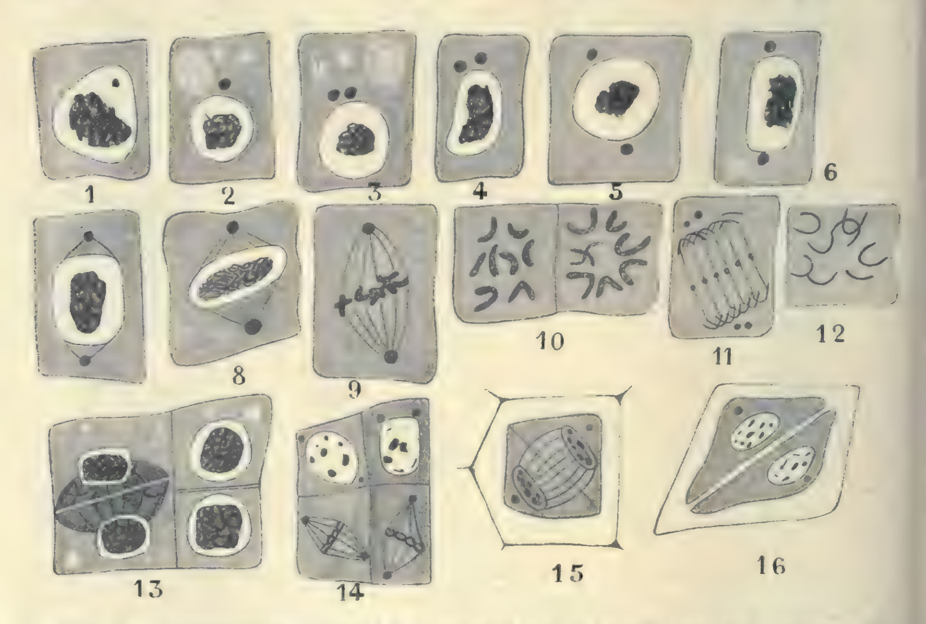


Fig. 75. Spermatozoenbildung bei Marchantia polymorpha nach IKENO. (Erklärung im Text.)

Entwickelung der Antherozoiden. I. Characeen. Flora 1894, S. 1.) Diese Resultate wurden später von STRASBURGER bestätigt (Schwärmsporen, Gameten, pflanzliche Spermatozoiden und das Wesen der Befruchtung, in Histol. Beitr. 1892, Heft 4) und auf die Lebermoose ausgedehnt.

Vor kurzem hat IKENO (Die Spermatogenese von Marchantia polymorpha, Beih. z. Bot. Cbl., Bd. 15, S. 68) die Sache bei *Marchantia* nochmals genau untersucht. Jede fertile Zelle des Antheridiums ist ein Parallelepipedon (Fig. 75, 1 etc.). Im Kern ist das Chromatin als eine knäuelige Masse vorhanden; ein Nucleolus fehlt. Bei der Kernteilung (Fig. 75, 10—12) sieht man, daß 8 Chromosomen vorhanden sind. In der Nähe des ruhenden Kernes (Fig. 75, 2) liegt ein Centrosom; dieses teilt sich am Anfang der Kernteilung (Fig. 75, 3), und die Tochtercentrosome begeben sich an die gegenüberliegenden Pole (Fig. 75, 4, 5, 6) und bleiben auch nach der Lösung der Kermembran an den Polen der

Kernspindel liegen (Fig. 75, 7—9). Im Dispiremstadium (Fig. 75, 13) sind sie aber nicht mehr vorhanden.

Nun findet IKENO innerhalb des jungen Kernes (Fig. 75, 1) einen centrosomähnlichen Körper, den er einmal heraustreten sah, und er meint daraus schließen zu dürfen, daß das Centrosom kurz vor der Kernteilung in dem Kern gebildet wird, darauf heraustritt, sich teilt, und daß die Teilprodukte nach den Kernpolen dirigiert werden. In jeder der fertilen Zellen entstehen nun durch eine Diagonalteilung der Energiden (Fig. 75, 16) zwei Spermatozoiden, welche im jungen Zustande also mehr oder weniger 4-seitig pyramidal sind und in deren jedem ein Kern und ein Centrosom zu sehen ist.

In diesen jungen Spermatozoen begibt sich nun das Centrosom bald nach dem spitzen Ende (Fig. 75a, 17—20) und wird dort zum

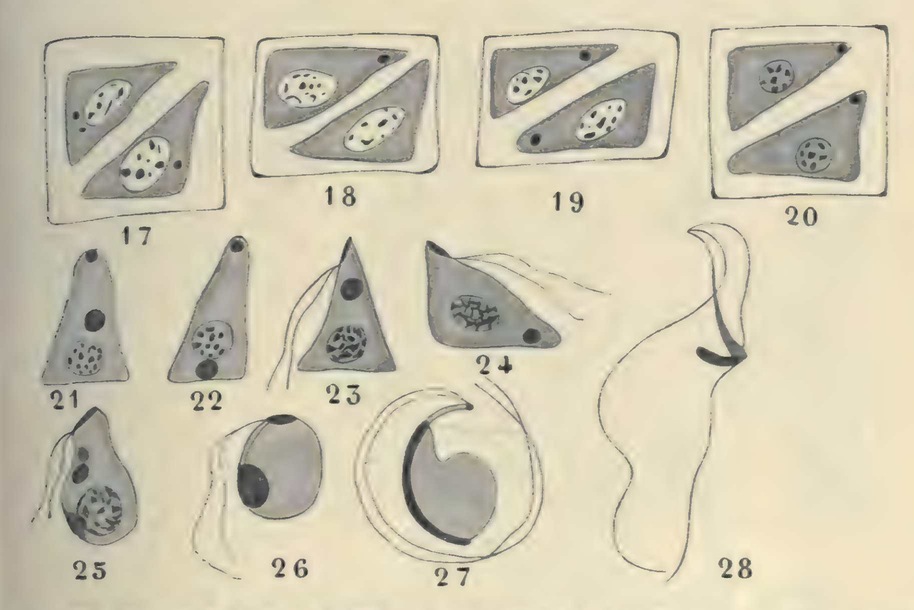


Fig. 75a. Entwickelung der Spermatozoen von Marchantia polymorpha, nach IKENO. (Erklärung im Text.)

Blepharoplasten, d. h. es bildet unter Streckung seines Körpers (Fig. 75a, 23—25) die beiden Cilien. Neben dem Kern erscheint ein Nebenkörper (Fig. 75a, 21—25), welcher sich ganz so wie das Centrosom färbt; was für ein Gebilde dies eigentlich ist, konnte IKENO nicht ausfindig machen, es verschwindet später wieder und ist vielleicht mit dem chromatoiden Nebenkörper, der von MEVES (Ueber Struktur und Histogenese der Samenfäden des Meerschweinchens, Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. 54, 1899, S. 393) bei verschiedenen tierischen Spermatozoen gefunden wurde, zu vergleichen.

Darauf entsteht eine cytoplasmatische Verdickung, welche nach vorn auswächst (Fig. 75a, 26) und den Blepharoplasten an seiner Spitze trägt. Der Kern streckt sich bedeutend in die Länge, der Rest des Plasmas zieht sich an dem von den Cilien abgekehrten Kernpole zusammen (Fig. 75a, 27, 28), und das Spermatozoon ist fertig.

Ueber diese Entwickelung der Spermatozoen ist man jetzt wohl einig, außer über den Ursprung des Blepharoplasten.

Nach STRASBURGER ist nämlich der Blepharoplast nur eine Verdickung der Hautschicht, WEBBER läßt es unentschieden, was der Blepharoplast eigentlich ist, und das tut auch der letzte Untersucher der *Marchantia*-Spermatozoen, ESCOYEZ (Blépharoplaste et Centrosome dans le Marchantia polymorpha, La Cellule, T. 24, 1907, p. 247). Im Gegensatz zu IKENO findet er bei *Marchantia* keine Centrosomen, wenigstens bei den Mitosen, welche der Differenzierung der Spermatozoenmutterzellen vorangehen, wohl aber will er in der Spermatozoenmutterzelle zwei Blepharoplasten beobachtet haben, die er für etwas anderes als für Centrosomen hält, deren Ursprung er aber nicht ermitteln konnte.

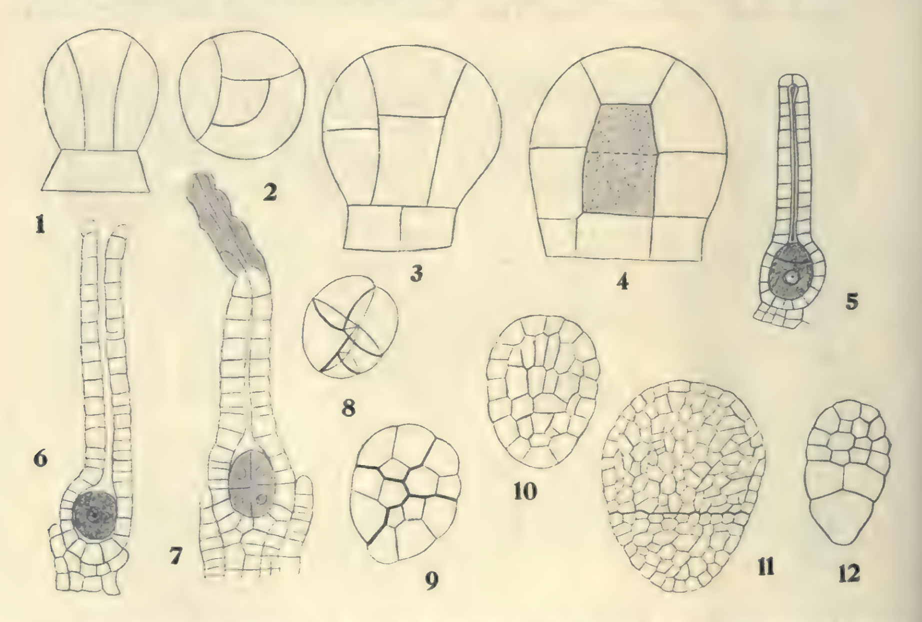


Fig. 75 b. Entwickelung der Archegonien und erste Stadien der Sporogonentwickelung bei Marchantia polymorpha, nach GÖBEL und KIENITZ-GERLOFF.

Ob also IKENO Recht hat, muß dahingestellt bleiben. MOTTIERS Untersuchungen an *Chara* (Development of the Spermatozoid in Chara Ann. of Bot., 1904, p. 245), vergl. Fig. 74, sprechen nicht für IKENOS Resultate, indem er wenigstens dort keine Centrosomen, wohl aber Blepharoplasten antraf.

Bei *Chara* entsteht der Blepharoplast als eine feine fadenförmige Differenzierung des Cytoplasmas an der Peripherie der Energide, also, wie STRASBURGER will, aus der Hautschicht, und man kann diesen fadenförmigen Blepharoplasten um die ganze Energide herum wahrnehmen (Fig. 74, 3). Die Cilien sind in gewisser Entfernung von der Spitze des Blepharoplasten inseriert. Später verschwindet das eigentliche Cytoplasma, und das Spermatozoon besteht nur noch aus dem Blepharoplasten und dem stark verlängerten Nucleus, es wickelt sich nämlich der Blepharoplast von dem zugrunde gehenden Plasma ab (Fig. 74, 5—8).

Wir bemerkten schon, daß die Andröcien scheibenförmig, die Gynöcien strahlig sind, und GÖBEL hat versucht zu erörtern, inwieweit diese Form mit ihrer Funktion in Verbindung steht.

Die männliche Scheibe ist etwas aufwärts gebogen; ein Wassertropfen, der darauf fällt, bleibt dadurch darauf liegen und breitet sich sehr schnell aus, wodurch die reifen Antheridien benetzt werden und ihre Spermatozoen in den Wassertropfen austreten lassen. Fällt nun ein neuer Wassertropfen auf die Scheibe, so werden die Spermatozoen weggespült. Die Regentropfen prallen ab, und wenn alles gut geht, gelangen sie an die Unterseite der Gynöcien, wo sie durch die nach unten gebogenen Strahlen festgehalten werden. So können die Spermatozoen zu den Archegonien gelangen. Oder wenn ein Tropfen oben auf den weiblichen Schirm fällt, so läuft er zwischen den Strahlen hindurch an die Unterseite.

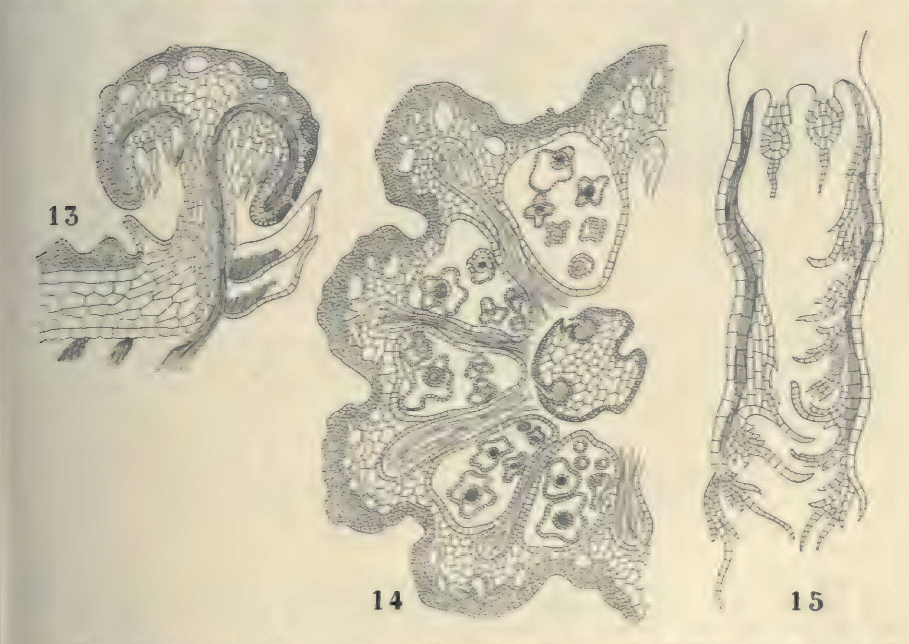


Fig. 76. Marchantia polymorpha, nach GÖBEL. 13 Senkrechter Längsschnitt durch einen weiblichen Hut. 14 Grundriß eines älteren Hutes (halb) und seines Stieles. Die Archegonien zum Teil noch nackt, meistens aber schon befruchtet und vom Perianth umgeben. Die Archegoniengruppen von Perichätien umgeben. Rhizoide in den Rinnen des Hutes und des Stieles. 15 Senkrechter Schnitt durch ein Perichaetium mit Archegonien, an denen eben die Perianthbildung anfängt.

Das ist aber alles nur Theorie, denn man weiß noch immer nicht sicher, wie die Uebertragung der Spermatozoen geschieht; möglich wäre es auch, daß sie in einer, auf irgendeine Weise vom Stiel, z. B. in der Rhizoidenrinne, festgehaltenen Wasserschicht hinaufschwimmen. Jedenfalls scheint die ganze Einrichtung der gestielten Carpocephala die Befruchtung eher zu erschweren als zu erleichtern. Die Archegonien und Sporogone entwickeln sich in normaler Weise, es genügt also wohl auf die Abbildungen in Fig. 76 zu verweisen.

Die Archegongruppen sind am Carpocephalum von zwei klappenförmigen Wucherungen desselben umgeben. Diese Hüllen (Fig. 76,

14, 15) heißen Perichätien. Ueberdies aber hat jedes Archegon eine eigene Hülle, das sogenannte Perianth, welches als ein Ringwall an der Basis des Archegons entsteht und dieses nach und nach ganz einhüllt (Fig. 73, 15). Dieses ist eine Neubildung, welche bei den niedrigeren *Marchantiaceen* kein Analogon hat. Später streckt sich der Stiel des Sporogons, und letzteres zerreißt die Calyptra.

Das Sporogon (Fig. 73, 11) ist also umgeben 1) von einer Calyptra, 2) von einem Perianth, 3) von einem Perichaetium. In den beiden ersteren Hüllen steht es allein, in der letzteren meistens zu mehreren. Das Sporogon springt in Klappen auf und läßt mit Hilfe der zahlreichen Elateren die Sporen austreten (Fig. 73, 12).

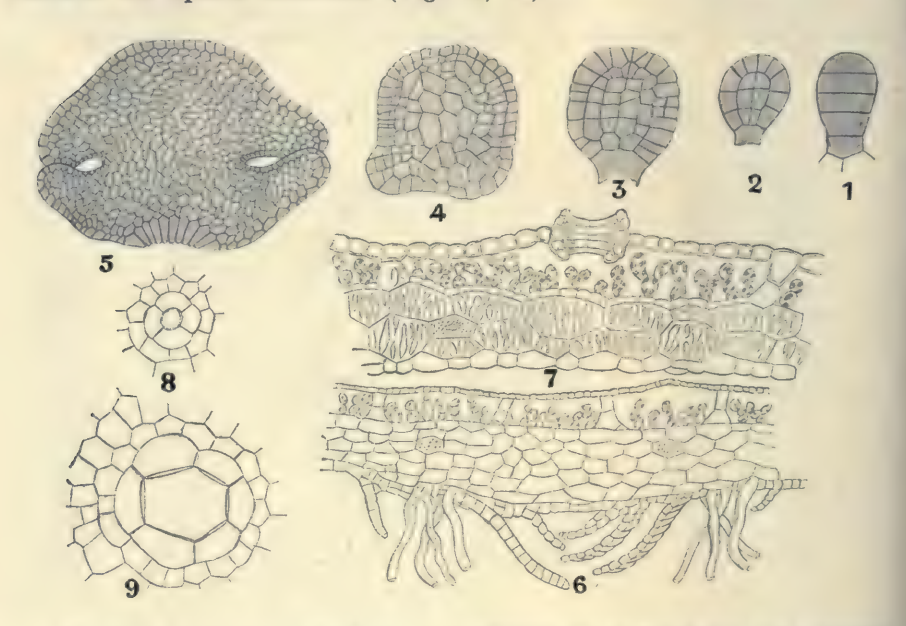


Fig. 77. I. Lunularia vulgaris. 1—5 Entwickelung der Brutkörner nach LUERSSEN. 8, 9 Atemöffnungen, von oben gesehen. 6 Längsschnitt durch den Thallus, die Rhizoiden und die Bauchschuppen zeigend. II. Marchantia polymorpha. 7 Längsschnitt durch den Thallus mit Atemöffnung.

Nicht nur geschlechtlich, sondern auch ungeschlechtlich vermag *Marchantia* sich fortzupflanzen, und zwar mittels sogenannter Brutknospen, welche unter den *Marchantiaceen* nur hier und bei *Lunularia* vorkommen. Die auf diese Weise erzielte Vermehrung ist so ausgiebig, daß es, wie GÖBEL bemerkt, unmöglich ist, *Marchantia* mit anderen *Bryophyten* zusammen zu kultivieren, ohne daß letztere durch *Marchantia* überwuchert werden.

Die Brutkörner entstehen in kleinen runden Becherchen auf dem Thallus (Fig. 73, 1). Vom Boden dieser Becherchen erheben sich kleine Zellpapillen, welche durch eine Querwand von der sie bildenden Oberflächenzelle abgeschnitten und dann durch eine Querwand in eine Stielzelle und in die Mutterzelle der Brutknospe zerlegt werden. Durch Quer- (Fig. 77, 1) und Längswände (Fig. 77, 2) wird diese nun zu einem bilateralen (Fig. 77, 3) Zellkörper, der im Querschnitt linsen-

förmig ist; links und rechts (Fig. 77, 4, 5) entstehen daran zwei Lappen, zwischen denen die Vegetationspunkte, welche die neue *Marchantia* bilden werden, liegen. Schleimbildende Papillen am Boden des Becherchens schützen die jungen Brutkörner.

Auf die Erde gelangt, bilden die Brutkörner an ihrer Unterseite Rhizoide; die dem Lichte zugewendete Seite des Brutkorns wird die Luftkammerschicht, also die Oberseite des *Marchantia*-Thallus, der nun von den Vegetationspunkten aus durch lebhafte Zellteilung weiterwächst. Es ist experimentell nachgewiesen, daß eine Beleuchtung von wenigen Minuten genügt, um auf immer zu bestimmen, welche Seite des Brutkorns zur Ober-, welche zur Unterseite des Thallus wird. Damit sind denn die *Marchantiales* wohl genügend besprochen und wir können zur Behandlung der *Metzgeriales* schreiten.

Neunte Vorlesung.

Die Hepaticae.

V. Die Metzgeriales.

Bei dieser Gruppe ist der Thallus in den meisten Fällen frondos, es kommt aber auch Blattbildung vor. Die Archegonien stehen nicht terminal, die Scheitelzelle wird also nie zur Bildung von Archegonien aufgebraucht, weshalb diese Gruppe meistens mit dem Namen *Jungermanniales anakrogynae* bezeichnet wird. Folglich stehen natürlich auch die Sporogone nie an der Thallusspitze, sondern lateral oder dorsal an den Lappen. Die Kapselwand ist mehrschichtig. Die Hüllen der Geschlechtsorgane werden nicht durch Blätter gebildet. Bei denjenigen Arten, bei welchen Blätter vorhanden sind, werden diese stets einfach (im Gegensatz zu zweilappig) angelegt. Wir können die *Metzgeriales* in 3 große Untergruppen zerlegen, nämlich:

A. Dorsiventrale Pflanzen:

I. *Metzgerioideae*:	Die Elateren stehen auf sogenannten Elaterenträgern, welche beim Aufspringen der Kapsel in 4 Stücke zerlegt werden, so daß ein Stückchen an der Spitze einer jeden Sporogonklappe steht und die Elateren infolgedessen den Spitzen pinselförmig aufsitzen. Ausschließlich frondose Formen.
II. *Codonoideae*:	Die Elaterenträger fehlen oder sind auf dem Boden der Kapsel inseriert. Frondose und foliose Formen.

B. Radiäre Pflanzen:

III. *Haplomitroideae*:	Radiäre, dreireihig beblätterte Pflanzen von moosartigem Habitus.

Betrachten wir zunächst die

Metzgerioideae.

Es sind dies Formen mit einer fleischigen oder membranartigen Frons, mit oft deutlicher Mittelrippe und einschichtiger Lamina. Die

Geschlechtsorgane stehen auf sehr kurzen fertilen Sprossen, die Elateren pinselartig auf den Spitzen der 4 Klappen, mit welchen sich das Sporogon öffnet.

Der Einteilung Nees' folgend, zerlegt Müller diese Gruppe in 2 Familien, welche er in folgender Weise charakterisiert:

I. Thallus ohne Mittelrippe, beiderseits wenig vorgewölbt. Verzweigung oft fiederig. Geschlechtsorgane auf der Oberseite von kurzen Seitenzweigen. Hülle fehlt, nur stark entwickelte Calyptra vorhanden. Kapsel oval, auf sehr langem Stiel . . . . *Aneuraceae.*

II. Thallus schmal, bandförmig, öfters gegabelt, einschichtig, nur die scharf hervortretende Mittelrippe mehrschichtig. Geschlechtsorgane auf der Oberseite von bauchständigen, schneckenförmig aufgerollten, kleinen Aesten. Hülle fehlt, Calyptra stark entwickelt. Kapsel kugelrund, nur kurz gestielt . . . . *Metzgeriaceae.*

Als die einfachste Familie sind also die

Aneuraceae

zu betrachten, da bei ihnen eine Mittelrippe ganz oder wenigstens bei den meisten Arten fehlt und der Thallus also nur aus einer Art von Zellen besteht, zumal aber auch, weil bei ihr endogene Brutzellen vorkommen, welche wohl als Umbildungen ehemaliger Schwärmsporen zu betrachten sind. Diese primitivere Stellung verhindert aber keineswegs, daß sehr komplizierte Thallome bei diesen Formen vorkommen.

Das hierher gehörige Genus

Aneura

(*Riccardia* in Engler u. Prantl) umfaßt nicht weniger als 111 über die ganze Erde verbreitete Arten. Die meisten wachsen auf faulendem Holze, aber auch wohl auf moorigem Boden, ja sogar im Wasser kommen Arten vor. In Europa werden 8 Arten angetroffen, worunter wahre Kosmopoliten, wie *A. multifida* L. und *A. pinguis* L.

Die Form des Thallus ist sehr verschieden (vergl. Fig. 78). Zu den einfachsten Formen gehört gewiß die sehr kleine *Aneura palmata*, mit kaum 1 mm breiten Thalluslappen. Diese ziemlich unregelmäßig, mehr oder weniger fiederig verzweigte Art zeigt keinerlei Differenzierung im Thallus; eine Mittelrippe fehlt, und die Thalluslappen sind unter sich gleich. Sie wächst auf faulendem Holze. Hingegen tritt bei verschiedenen epiphytisch wachsenden Arten, wie Göbel nachwies, im vegetativen Teile des Thallus eine Differenzierung in rhizomartige Teile und Assimilatoren ein.

Den einfachsten Fall treffen wir bei *A. bogotensis* an. Hier sehen wir eine noch wenig differenzierte, kriechende Achse, welche der Unterlage anliegt und von der sich die flachen Assimilatoren erheben.

Bei *A. eriocaulis* ist die Arbeitsteilung viel weiter fortgeschritten. Diese ist eine neuseeländische Art mit aufrecht wachsenden Thallomen, welche in Stamm, Blätter und rhizomartige Sprosse differenziert sind. Die „Blätter" haben begrenztes Wachstum, sind also als Kurztriebe zu

betrachten. Auch der Bau dieser verschiedenen Organe ist verschieden; der Stamm ist fast drehrund, die Zweige der Kurztriebe hingegen sind abgeflacht und besitzen einen Mittelnerven. Fig. 78, 1 und 2 der dieser Art ähnlichen *A. fucoides* machen dies wohl deutlich, Fig. 78, 1 ist ein Querschnitt eines Langtriebes, Fig. 78, 2 ein solcher eines Kurztriebes. Man kann dies auch so ausdrücken, daß man sagt, es fehlen bei *A. eriocaulis* und *A. fucoides* an den Langtrieben die Flügel der Kurztriebe. Noch größer sind die Verschiedenheiten zwischen Lang- und Kurztrieben bei *Aneura hymenophylloides* (Fig. 79, Habitusfigur und 1, 2, 3), von welcher Fig. 1 den Querschnitt der Hauptachse, Fig. 2 einen solchen eines Zweiges 1. und Fig. 3 einen solchen eines Zweiges 2. Ordnung vorstellt.

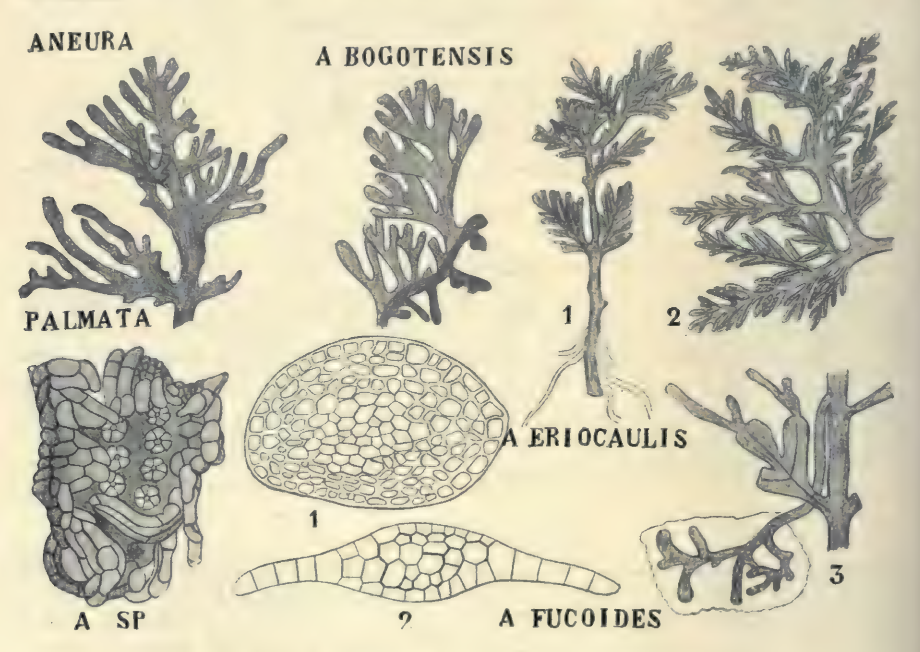


Fig. 78. Thallusformen von Aneura, nach GÖBEL.

Weiter besitzen diese aufrecht wachsenden *Aneuren* sogenannte Wurzeln. Dies sind abwärts wachsende Sprosse, mit denen die Pflanzen am Substrat befestigt sind. Oefters sieht man einen Assimilator zu einem solchen Befestigungsorgan sich umbilden, z. B. bei *A. fucoides* (Fig. 78, 3).

Diese „Wurzeln" sind also keine Neubildungen, sondern Metamorphosen bereits vorhandener Organe. Viele *Aneuren* besitzen bestimmte Mittel, um Wasser festzuhalten. So biegen sich z. B. die Thalluslappen von *Aneura endiviaefolia* (Fig. 79) alle nach unten um, wodurch ein schwammiges Ganzes entsteht, das Wasser festzuhalten vermag. Auch bei *Aneura hymenophylloides* biegen sich sowohl die Enden der Langtriebe, als die der Verzweigungen der blattartigen Kurztriebe nach unten (Fig. 79), wodurch sie das Wasser festhalten können. Bei *Aneura fuegiensis* (Fig. 79) begegnen wir einer anderen Einrichtung zum gleichen Zwecke; dort entstehen an der Unterseite des Thallus

zahlreiche Lamellen, welche, zumal da sie mit Haaren besetzt sind, das Wasser wie ein Schwamm festhalten.

Die *Aneuren* bilden ihre Geschlechtsorgane auf bestimmten modifizierten Sprossen, deren Längenwachstum bald aufhört. So stehen z. B. die Antheridien bei *Aneura eriocaulis* auf den Verzweigungen letzter Ordnung, deren Wachstum dadurch zurückgehalten wird. Diese Art ist diöcisch; bei *A. multifida* hingegen stehen ♂ und ♀ Zweige auf demselben Individuum. Bei den weiblichen Zweigen sind oft Umbiegungen des Thallusrandes vorhanden, welche die zur Befruchtung nötigen Wassertropfen festhalten (vergl. die Figur einer nicht näher bestimmten *Aneura*-Art, *A. sp.*, Fig. 78). Der Thallusrand ist hier zu langen Schuppen ausgewachsen, welche man vielleicht als beginnende Blattbildungen würde

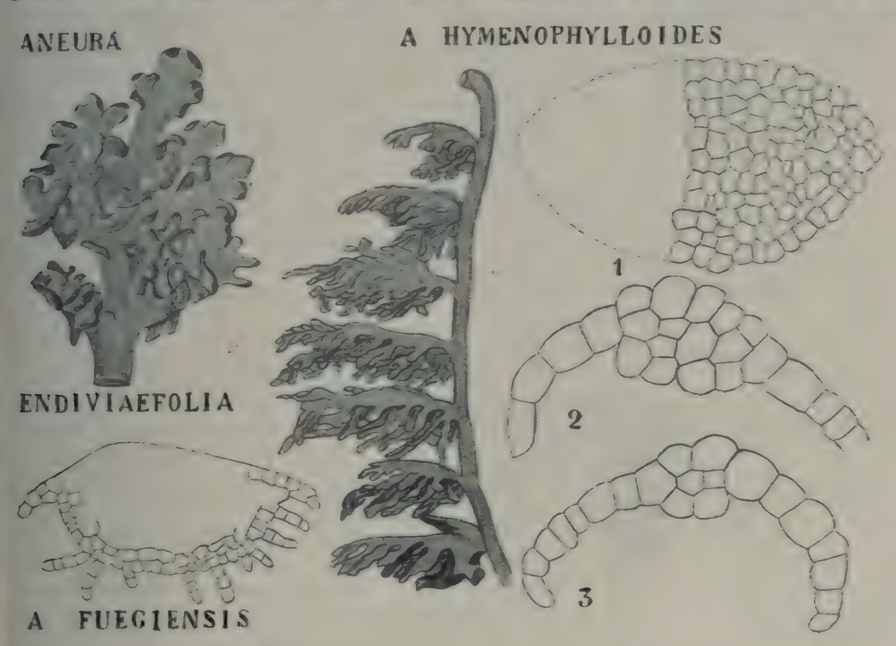


Fig. 79. **Thallusdifferenzierung bei Aneura, nach Göbel.**

ansehen können. Sehr eigentümlich sind gewisse *Aneuren* durch den Besitz endogener Brutzellen, welche wohl als Homologien der Akinetosporen der Algen zu betrachten sind. Sie wurden zuerst von Göbel (Schenks Handbuch der Botanik) bemerkt, später von Ruge (Flora, 1893, S. 307) und von Cavers (New Physiologist, 1903) beschrieben. Bei einer in Tovar von Göbel gesammelten *Aneura*-Art findet an der Oberfläche des Thallus besonders reichliche Brutzellenbildung statt (Fig. 80, A 1, A 2), und zwar liegt in den jüngeren Thallusteilen innerhalb fast jeder Oberflächenzelle ein Brutkörperchen, welches mittels einer Querwand (Fig. 80, A 2) in 2 Zellen geteilt ist. Nachdem die Außenwand der Zelle aufgesprungen ist, schlüpft dieses heraus, wie die Figur zeigt. Diese Brutkörper entstehen durch Zusammenziehung des Plasmas, welches sich darauf mit einer Membran umgibt.

Auch bei *Metzgeria conjugata* scheinen, falls ich Göbel (vergl. S. 275) richtig verstehe, dergleichen endogen entstandene Brutkörper

vorzukommen, aber diese entwickeln sich auf dem Thallus weiter als die von *Aneura*.

Ueber diese sagt GÖBEL: „Die Brutknospen sind hier, wenn sie sich ablösen (wobei, ähnlich wie bei *Aneura*, ein Rest der Zellwand der Mutterzelle stehen bleibt) zu konkaven Zellplatten herangewachsen, die einen Vegetationspunkt (mit zweischneidiger Scheitelzelle) besitzen und zu einem neuen Thallus heranwachsen; dies geschieht bei den Brutkörpern von *Aneura* erst nach der Ablösung.

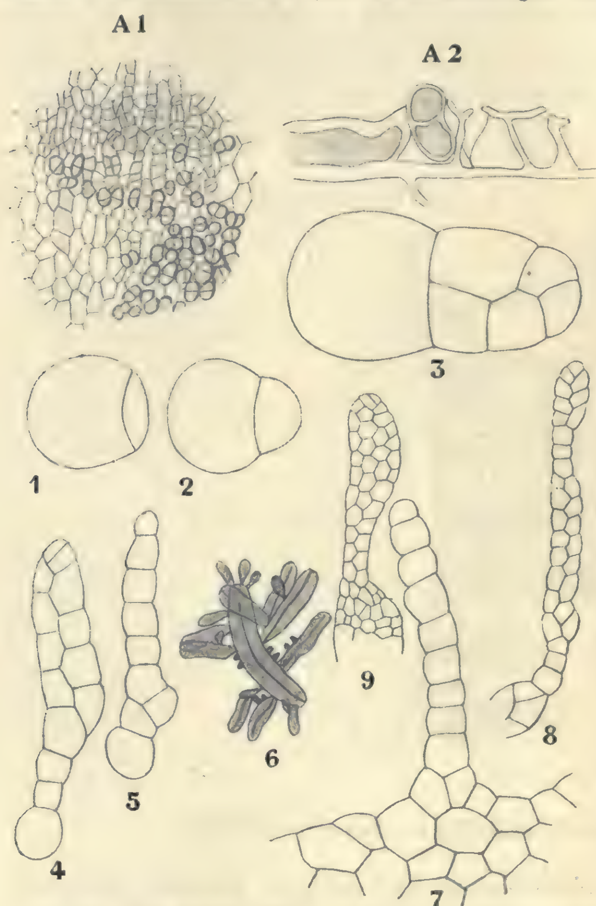


Fig. 80. A 1, A 2 Aneura spec. aus Tovar, nach RUGE. 1 Oberansicht eines jungen Thalluslappens mit Brutkörpern in den Zellen. 2 Querschnitt eines Thallus mit leeren Mutterzellen von Brutkörpern und einer Zelle, aus welcher der Brutkörper eben herausschlüpft. 1—9 Metzgeria furcata, nach GÖBEL.

Verfolgen wir jetzt einmal die Entwickelung von *Aneura*.

Sie verläuft in derselben Weise wie bei *Metzgeria*, und da mir von dieser Zeichnungen zur Verfügung stehen, will ich die Entwickelung bei *Metzgeria* beschreiben.

Nachdem die Spore durch Wasseraufnahme ihr Volumen vergrößert hat, teilt sie sich in 2 Zellen (Fig. 80, 1, 2), welche meistens ungleich groß sind. Schon in der kleinsten dieser beiden kann durch Bildung einer schiefen Wand eine zweischneidige Scheitelzelle gebildet werden, in welchem Falle eine einschichtige Keimscheibe entsteht (Fig. 80, 3). In anderen Fällen aber entsteht erst ein Zellfaden, und die Scheitelzelle wird erst später gebildet, wir erhalten dann eine gestielte Keimscheibe (Fig. 80, 4). Wie lang der Stiel dieser Scheibe wird, hängt von der Lichtintensität ab, je intensiver das Licht, desto früher wird die Scheibe gebildet. Auch kann es vorkommen (Fig. 80, 5), daß schon früh eine schiefe Wand gebildet wird, die junge Pflanze aber trotzdem fortfährt, einen Zellfaden zu bilden. Meistens aber ist mit dem Auftreten der schiefen Wand die Bildung der Scheibe eingeleitet. Anfänglich besteht die Scheibe nur noch aus zwei Zellreihen (Fig. 80, 4), erst

später treten in den Segmenten perikline Wände auf, wodurch der Thallus breiter wird, und später entsteht bei *Metzgeria* auch die Mittelrippe. Wir können also bei *Metzgeria* drei Jugendstadien unterscheiden und ceteris paribus auch bei *Aneura*, nämlich:

I. Das Stadium des Zellfadens.

II. Das Stadium der zweireihigen Zellplatte.

III. Das Stadium, in welchem durch das Auftreten von periklinen Wänden die Zellplatte breiter wird.

Göbel (Flora, 1898) stellte sich nun die Frage, ob es auch möglich wäre, eine erwachsene *Metzgeria* zu zwingen, zu dem einen oder anderen dieser Jugendstadien zurückzukehren. Dies gelingt nicht, wenn man von den sattgrünen, meistens reichlich fruchttragenden Formen ausgeht. Wohl kann man von solchen Thallomen an herausgeschnittenen Stücken leicht Adventivsprosse erzielen, aber diese treten gleich in der vollkommenen *Metzgeria*-Form flacher Scheiben auf, weil eine der Randzellen des ausgeschnittenen Stückes unmittelbar zur Scheitelzelle wird. Die Rückkehr zu den Jugendstadien erhält man aber, wenn man von der forma *ulvula* Nees ab Esenb. ausgeht, welche man an Baumstümpfen (z. B. an Eichenhackholz auf der Grebbe) als meistens gelbgrüne Polsterchen antreffen kann. Diese Pflanzen verharren in einem Sprossungsstadium, d. h. sie bilden, statt ungestört weiter zu wachsen, eine große Zahl von Adventivsprossen (Fig. 80, 6), welche selber wieder Adventivsprosse bilden, offenbar unter dem Einfluß ungünstiger Lebensbedingungen.

Oft besitzen diese Sprosse an ihrer Spitze keinen Mittelnerven (Fig. 80, 9), und solche schwache Sprosse können nun zum ersten Jugendstadium, dem des Zellfadens, zurückkehren (Fig. 80, 7). Oft findet fortwährende Abwechselung zwischen den Jugendstadien I und II statt (Fig. 80, 8).

Wie gesagt, findet die Entwickelung des *Aneura*-Thallus genau in derselben Weise wie bei *Metzgeria* statt. Sehen wir jetzt einmal, wie bei *Aneura* die Geschlechtsorgane entstehen.

Diese werden auf kurzen Thalluslappen gebildet, welche nichts als gewöhnliche Verzweigungen sind, die durch die Produktion von Geschlechtsorganen in ihrem weiteren Wachstum gestört werden und nicht selten, wenn die Bildung von Geschlechtsorganen aufgehört hat, wieder zu gewöhnlichen Zweigen auswachsen.

Die Entwickelung der Geschlechtsorgane von *A. pinnatifida* wurde von Campbell untersucht; die der Antheridien läßt sich am besten auf Schnitten, die der Oberfläche des männlichen Zweiges (Fig. 81, 2) parallel geführt sind, verfolgen. Dort sieht man dann die Scheitelzelle Segmente abscheiden, und diese sich mittels einer Querwand in eine innere und eine äußere Zelle teilen. Die innere Zelle wird stets die Antheridienmutterzelle. Diese ragt alsbald über die Oberfläche des Thallus hervor, teilt sich in eine sich nicht weiter teilende Stielzelle und in die eigentliche Antheridienmutterzelle, welche sich nach dem gewöhnlichen *Jungermannialen*-Typus weiter entwickelt.

Später werden durch Gewebewucherung die Antheridien in Kammern eingeschlossen, die, den zwei von der Scheitelzelle gebildeten Segmentreihen entsprechend, in 2 Reihen stehen (Fig. 81, 1). Auch die Archegonien werden auf verkürzten, ja sogar stark verkürzten Zweigen gebildet; auch sie entstehen aus Segmenten der Scheitelzelle und vermutlich so wie die Antheridien nach Teilung des Segmentes aus dessen

äußerer Zelle. Mit Sicherheit konnte aber CAMPBELL dies nicht entscheiden. Die Entwickelung verläuft wie bei den anderen *Hepaticae*, nur ist die Basis des Archegons nicht frei, und die Zentralzelle ist infolgedessen mehr oder weniger im Thallus versenkt.

Die 6—8 auf jedem fertilen Zweiglein gebildeten Archegonien werden schließlich von dem mehr oder weniger in Lacinien geteilten Rande des Tragastes eingeschlossen.

Was nun die Entwickelung der 2x-Generation betrifft, sei folgendes bemerkt.

Wir haben schon gesehen, daß bei *Riccia* die 2x-Generation am einfachsten ist, dort ist von Fuß- oder Stielbildung nicht die Rede, aus den Teilungen der Zygote geht ein Zellkörper hervor, dessen periphere Schicht steril bleibt, während alle übrigen fertil werden.

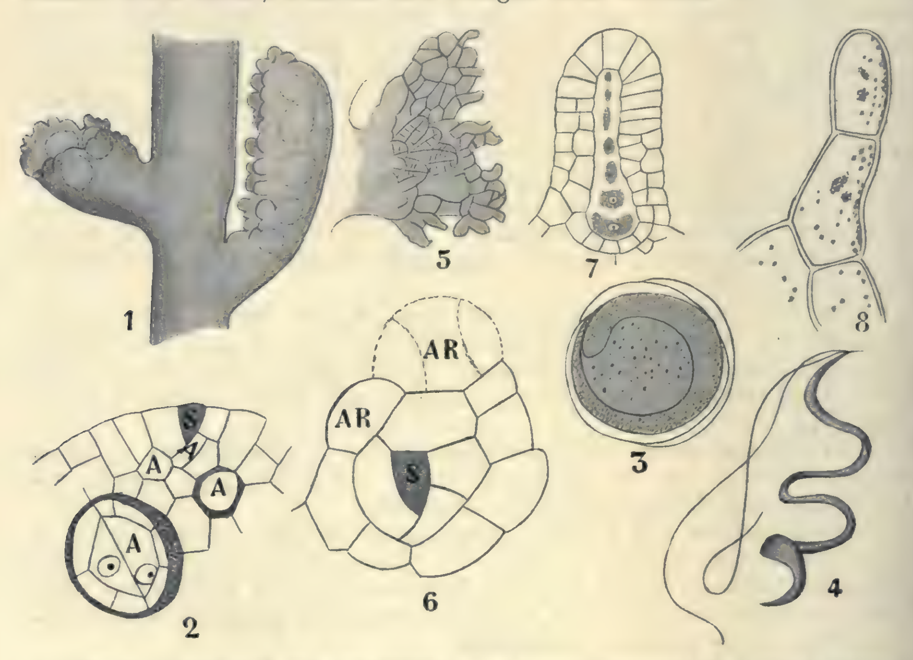


Fig. 81. Antheridien und Archegonien von Aneura pinnatifida, nach CAMPBELL. 1 Thallusstücke mit zwei männlichen Aesten. 2 Horizontaler Schnitt durch den Scheitel eines jungen ♂ Zweiges. S Die Scheitelzelle. A Antheridien. 3 Spermatide, 4 Spermatozoon von Pellia calycina, nach GUIGNARD. 5 Weiblicher Zweig mit Archegonien. 7 Längsschnitt eines fast reifen Archegons. 6 Querschnitt eines jungen weiblichen Zweiges, welcher die Scheitelzelle S getroffen hat. AR Archegonien. 8 Zellen vom Rande eines weiblichen Zweiges, die Elaioplasten zeigend.

Bei den *Marchantiaceen* teilt sich die Zygote mittels einer Querwand; die obere Zelle wird zur Kapsel, die Kapselwand bleibt einschichtig. Auch bei *Sphaerocarpus* wird nur die obere Zelle zur Kapsel, die untere zum Fuß, und das geschieht vermutlich auch bei *Riella*, weshalb ich diese Genera zu den *Marchantiales* gestellt habe.

Bei *Anthoceros* tritt meistens zunächst eine Längswand auf, und erst danach erscheinen Querwände; aber der Hauptunterschied zwischen den *Anthocerotales* und den obengenannten Lebermoosgruppen liegt darin, daß bei diesen nicht wie bei jenen (von den Elateren abgesehen) der

ganze innere Teil der Kapsel fertil wird, sondern daß ein Teil, die spätere Columella, steril bleibt.

Wie steht es nun mit den *Jungermanniales* und *Metzgeriales?* Auch dieses wurde, wie die Grundlagen der soeben erörterten Vorgänge von Kienitz-Gerloff (Bot. Ztg., 1874 und 1875) entdeckt. Diese Gruppen unterscheiden sich von den *Marchantiales* dadurch, daß die erste Querwand in der Zygote Kapsel und Fuß nicht differenziert.

Bei ihnen entsteht aus der oberen Zelle Kapsel und Stiel inkl. Fuß, während die untere Zelle als Anhängegebilde am Fuße bestehen bleibt und vermutlich als Saugorgan dient. Sie kann entweder ungeteilt bleiben

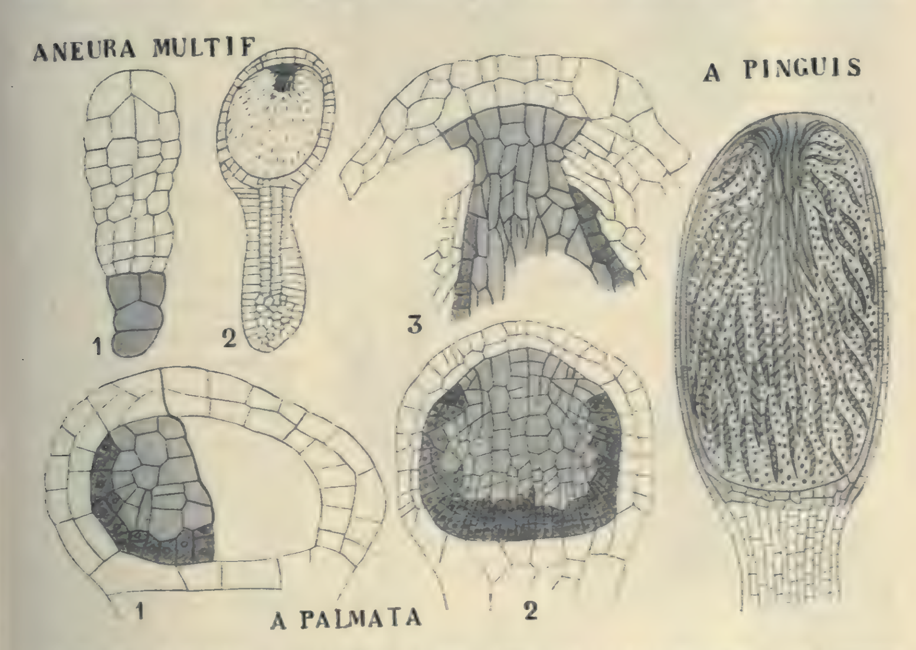


Fig. 82. I. Aneura multifida. 1 Junger Embryo der 2x-Generation, nach Leitgeb. 2 Längsschnitt eines älteren Sporogons von A. pinguis, nach Campbell. 3 Der obere Teil von 2. II. A. palmata, nach Göbel. 1, 2 Längsschnitt durch den Kapselteil zweier Sporogonien verschiedenen Alters. Das fertile Gewebe dunkel. In der Mediane verläuft die Trennungslinie für die Elaterenträger und die Kapselwand, besonders deutlich in Fig. 1, wo nur die links von dieser gelegene Hälfte des Kapselinneren gezeichnet ist. III. A. pinguis, Längsschnitt des Sporogons, nach Göbel, Elaterenträger, Elateren und Sporen zeigend.

(z. B. bei *Radula, Madotheca* und *Lepidozia*) oder sich einige wenige Male teilen, z. B. bei *Metzgeria* in 2—3 übereinander liegende Zellen; das geschieht vermutlich auch bei *Aneura*, so daß die 4 unteren schraffierten Zellen der Fig. 82, 1 vermutlich aus der unteren Zygotenzelle entstanden sind.

Die obere Zelle teilt sich hingegen in eine Anzahl von Etagen, von welchen jede alsbald in Quadranten zerlegt wird. Die obere Etage wird bei gewissen Formen, wie *Pellia, Frullania, Lejeunia* zur Kapsel, der Rest zum Stiel; bei den meisten *Metzgeriales* und *Jungermanniales*, z. B. auch bei *Aneura*, nehmen aber auch niedriger gelegene Etagen an der Kapselbildung teil.

Wir sahen schon früher, daß diese Gruppen sich dadurch von den *Marchantiales* unterscheiden, daß die Kapselwand mehrschichtig ist.

Aneura ist nun weiter dadurch besonders interessant, daß sich im Innern der Kapsel etwas differenziert, was an die Columella von *Anthoceros* erinnert. Während nämlich bei den übrigen Lebermoosen der ganze innere Teil zu Sporen, resp. Elateren wird, sehen wir hier schon sehr früh (Fig. 82, II, 1, 2) eine Differenzierung in einen chlorophyll- und plasmaarmen inneren Teil eintreten, der stärkereich ist, bei weitem den größten Teil des Gewebes einnimmt, und in einen dunkelgrünen, plasmareichen, stärkefreien äußeren Teil. Der erstere columellaartige Teil bildet den sogenannten Elaterenträger, der äußere Teil wird zum eigentlichen Archespor. Fig. 82, 3 (*Aneura multifida*) und 1 und 2 (*A. palmata*) machen dies nun wohl weiter deutlich.

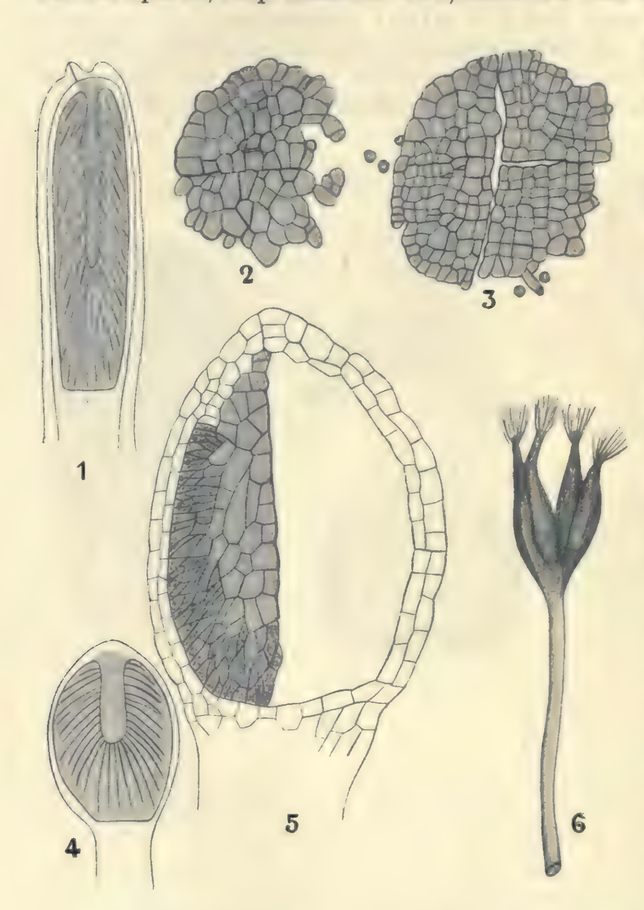


Fig. 83. Elaterenträger bei Aneura nach GÖBEL. 1 A. spec., Längsschnitt durch die Kapsel, die Richtung, in welcher die Elateren verlaufen, durch Striche angedeutet. 2 A. pinguis, Querschnitt durch einen abnormerweise nur in 3 Teile zerfallenen Elaterenträger. 3 Querschnitt durch den Elaterenträger von A. spec. 4 A. pinguis, Längsschnitt durch eine unreife Kapsel. 5 Ebenso. 6 Geöffnete Kapsel.

Die Größe des Elaterenträgers hängt von der Länge der Kapsel ab; am meisten entwickelt ist er bei einer von GÖBEL auf Java gefundenen Art (Fig. 83, 1).

Die äußeren Zellen des Elaterenträgers wachsen oft, zumal im unteren Teile, zu elaterenähnlich zugespitzten Zellen aus; oft haben sie ringförmige Verdickungsleisten statt spiralförmiger, wie die echten Elateren, und auf jeden Fall sind die Verdickungsleisten dünner als bei letzteren. Zwischen diese Auswüchse des Elaterenträgers, aber auch wohl an dessen glatten Teil legen sich nun die Enden einer Anzahl der freien, im Sporenraum vorhandenen Elateren, andere Elateren treten gar nicht mit dem Elaterenträger in Berührung.

Wenn sich die Kapsel öffnet, spaltet sich der Elaterenträger in 4 den alten Quadrantenwänden entsprechende Stücke (Fig. 83, 2, 3), und

an der Spitze einer jeden Klappe bleibt so ein Viertel des Elaterenträgers mit den daran befindlichen Elateren in Verbindung, so daß jede Klappe von einer pinselförmigen Elaterenmasse gekrönt wird (Fig. 83, 6). Jedes dieser 4 Stücke erfährt nun eine Drehung um 90°, so daß die zwischen jeder Elaterengruppe festgehaltene Sporenmasse zunächst senkrecht auf der betreffenden Klappe steht, und dann beginnt ein energisches Fortschleudern der Sporen. Der ganze Vorgang verläuft sehr schnell, so beobachtete GÖBEL einmal: Zerreißen der Kapselwandung (fängt in der Mitte an) 10h 50; die Klappen weichen auseinander: 10h 56; sie sind offen: 10h 57; die Sporen sind ausgestreut: 11h 2; der ganze Vorgang ist also in 12 Minuten abgelaufen.

In die Familie der

Metzgeriaceae,

welche sehr nahe mit der der *Aneuraceen* verwandt ist — kommt doch auch bei gewissen *Aneuren*, wie wir sahen, eine Mittelrippe vor — gehört das Genus

Metzgeria.

Die Gattung zählt etwa 40 Arten, welche auf lebenden Bäumen oder an Felsen vorkommen; schöne Formen, wie die in Fig. 84, A abgebildete, finden wir auf Java.



Fig. 84. A Metzgeria spec. aus Java, Original. B Metzgeria spec. mit Brutkörnern nach RUGE. 1—4 Metzgeria pubescens nach CAMPBELL. 1 Oberflächenansicht des Thallus. 2 Querschnitt des Thallus. 3 Scheitel, die Scheitelzelle zeigend. 4 Ein sich eben zur Dichotomie anschickender Thallus. 5—7 Metzgeria conjugata, nach SCHIFFNER. 5 Habitusbild. 6 Teil der Rippe mit 2 männlichen Aesten. 7 Weibliche Hülle, von oben gesehen, mit einer Archegoniengruppe.

Charakteristisch ist die dichotome Verzweigung des Laubes und die Anwesenheit einer drehrunden Mittelrippe mit beiderseits einschichtigen

Flügeln (Fig. 84, 2), wenn auch, wie wir an der Forma *ulvula* der *M. furcata* sahen, unter ungünstigen Bedingungen die Mittelrippe fehlen kann.

Die ersten Entwickelungsstadien haben wir schon besprochen. Wir sahen, daß schließlich eine zweischneidige Scheitelzelle gebildet wird, welche von Schleimhaaren geschützt ist (Fig. 84, 3). Auch sahen wir, daß bei einigen Arten ungeschlechtliche Fortpflanzung mittels Brutknospen stattfindet (Fig. 84, B), während aus dem Gesagten schon hervorgeht, daß die Differenzierung in Mittelrippe und Flügel weiter geht als bei *Aneura*, wenn auch schon dort Anfänge davon vorkommen.

Verfolgen wir nun die Thallusentwickelung aus der Scheitelzelle.

Jedes von der Scheitelzelle abgeschnittene Segment wird zunächst in eine äußere und eine innere Zelle zerlegt. Die innere bildet dann

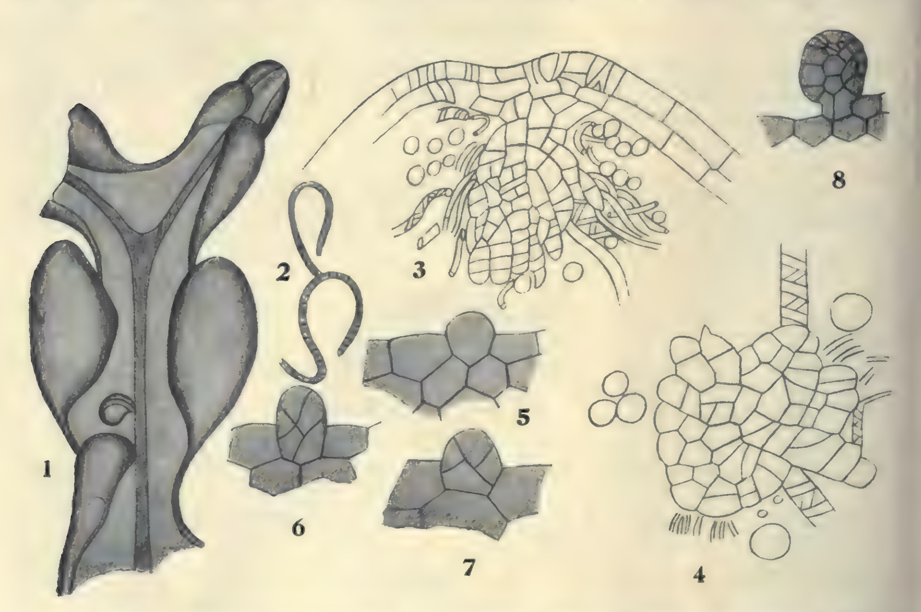


Fig. 84 a. 1 Metzgeria saccata, nach GÖBEL, von der Ventralseite gesehen. 2 Schnitt durch den Thallus, zwei Wassersäcke sind getroffen. 3 M. furcata, Längsschnitt durch den Elaterenträger, Querschnitt durch denselben. 5—8 M. furcata, Bildung von Adventivsprossen, nach GÖBEL.

durch der Oberfläche des Thallus parallele Teilungen den Mittelnerven, während die äußere Zelle sich nur durch senkrechte Wände teilt und die Flügel bildet. Die Zellen des Mittelnerven unterscheiden sich später von denen der Flügel durch ihre prosenchymatische Form.

Die Unterseite des Mittelnerven und die Ränder der Lamina tragen einzellige Haare, welche hier und da Rhizoide bilden; auch können Haare auf der ganzen unteren Fläche, ja sogar an der Oberseite des Thallus vorkommen.

Die Geschlechtsorgane stehen auf sehr reduzierten Ventralsprossen, die ♂ und ♀ meistens auf verschiedenen Exemplaren, zuweilen auch auf derselben Pflanze (z. B. *Metzgeria conjugata*, Fig. 84, 5).

Die Sprosse, welche die Geschlechtsorgane tragen, sind blattartig, die Träger der männlichen besitzen einen Mittelnerven (Fig. 84, 6), die der weiblichen haben einen solchen nicht (Fig. 84, 7). Die Sexualsprosse

sind eingekrümmt, wodurch sie Wasser festhalten können und eine besondere Hülle um das Sporogon herum unnötig wird.

Bei einer tropischen Form, bei *Metzgeria saccata* (GÖBEL, Flora, 1893, S. 425), kommt etwas vor, was an Blattbildung erinnert, es entstehen nämlich aus den Thallusflügeln umgebogene Lappen, Wassersäcke, welche an die von *Frullania* erinnern (Fig. 84 a, 1, 2).

Ein Involucrum ist bei *Metzgeria* nicht vorhanden, außer, nach STEPHANI, bei *M. australis* (Hedwigia, 1889, S. 268, ohne Abbildung).

Die Calyptra ist sehr dick, fleischig und behaart (Fig. 84, 5). Das kugelige, gestielte Sporogon durchbricht die Calyptra und öffnet sich in derselben Weise wie bei *Aneura*, wodurch der Elaterenträger zerreißt und die Klappen mit pinselförmigen Elaterenbüscheln gekrönt werden. Auch die Ausstreuung der Sporen findet wie bei *Aneura* statt.

Die Gruppe der

Codonoideae

wird charakterisiert durch den Besitz von breiten, in der Mitte mehrschichtigen Thalluslappen oder durch eine Differenzierung in Stengel und Blätter. Die Geschlechtsorgane stehen auf der Thallusoberseite von Haupt- oder Seitensprossen. Eine einfache oder doppelte, schuppen- bis kelchförmige Hülle umschließt die Archegonien. Die Calyptra ist meist zart, Elaterenträger fehlen oder stehen, wenn vorhanden, auf dem Boden der Kapsel.

Die Gruppe wird von MÜLLER in die Familien der *Diplolaenaceae*, *Haplolaenaceae* und *Codoniaceae* zerlegt, deren Kennzeichen ebenfalls nach MÜLLER bei jeder von ihnen angegeben werden sollen.

Die Familie der

Diplolaenaceae

ist dadurch charakterisiert, daß das Sporogon von einer doppelten Hülle umgeben ist. Die äußere besteht aus einem Kranz von Blättchen, der von der langen inneren Hülle weit überragt wird. Elaterenträger fehlen, die Kapsel ist oval bis zylindrisch.

Von europäischen Gattungen gehören hierher *Blyttia* und *Mörckia*, welche beiden *Pallavicinia* als Synonym haben, erstere nämlich *Pallavicinia* CARRINGTON, die zweite *Pallavicinia* LINDBERG; letztere wird auch vielfach *Gymnomitrium* genannt. Von außereuropäischen Gattungen kommen zumal *Hymenophytum* und *Symphyogyne* in Betracht. Besprechen wir zunächst das Genus

Hymenophytum,

in dem sehr eigentümliche, hoch entwickelte, habituell an *Hymenophyllaceen* erinnernde Arten vorkommen, wie das in Fig. 85 abgebildete *H. flabellatum*. Die Form dieser Art kommt dadurch zustande, daß die Kurztriebe sich in einer Ebene verzweigen und dadurch Blättern sehr ähnlich sehen.

Interessant ist es nun, wie GÖBEL bemerkt, wie bei 3 verschiedenen Gattungen, nämlich bei *Blyttia, Symphyogyne* und *Hymenophytum* (Fig. 85), die gleiche allgemeine Form auftritt. Wir haben also hier wieder einen Fall der für die Phylogenie so schwierigen Parallelformbildung vor uns.

Die Aehnlichkeit ist in der Tat so groß, daß nur die Anordnung der Geschlechtsorgane uns lehren kann, zu welchem Genus diese Formen gehören.

Bei *Hymenophytum* stehen die Geschlechtsorgane wie bei den *Metzgeriaceen* auf stark verkürzten Seitensprossen (Fig. 85, I), bei *Symphyogyne* und *Blyttia* auf dem blattartigen Hauptsproß selber; bei *Blyttia* ist das Perichaetium becherförmig (Fig. 88, 1), bei *Symphyogyne* schuppenförmig (Fig. 85, III).

Bei den niedrigen Arten von *Hymenophytum*, z. B. bei *H. phyllanthus*, ist noch kaum eine Differenzierung in Assimilatoren und Stämmchen aufgetreten, die Frons hat wie bei *Metzgeria* einen dicken Mittelnerven, während die Flügel einschichtig sind, es ist aber doch ein sehr kurzes Stämmchen in der Form eines Stieles verhanden.



Fig. 85. Drei sich habituell sehr ähnliche Genera der Diplolaenaceae, nach GÖBEL. Oben links: Hymenophytum flabellatum; oben rechts: Blyttia decipiens; unten: Symphyogyne spec.

Aus dem Mittelnerven entspringen oft Seitensprosse (Fig. 86, 1). Auch die Geschlechtsorgane stehen auf ventralen, aber sehr verkürzten Seitensprossen und zwar auf deren Dorsalseite. Es sind 5 Arten aus den Wäldern Australiens und der pacifischen Inseln, sowie aus Südamerika bekannt.

Das in Fig. 86 abgebildete *H. phyllanthus* (HOOK) DUM. kommt in Ostasien und Australien vor; wie alle anderen Arten wächst es in der Weise einer *Metzgeria* mittels einer zweischneidigen Scheitelzelle. An der Ventralseite sind 6 Sprosse entstanden, von denen der untere rechts eben angelegt, 2 sehr kurz geblieben sind und sich zu weiblichen Geschlechtssprossen entwickelt haben. Der linke von diesen zeigt deutlich den Sproß (S), das Perichaetium (I) und das Perianth (P). Wir deuten hier die schon vor der Befruchtung vorhandene, Wasser festhaltende Hülle als Perichaetium, die nach der Befruchtung entstandene Hülle als Perianth. Die innerhalb des Perianths gelegene und also auf der Zeichnung nicht sichtbare Calyptra ist fleischig.

Hymenophytum phyllanthus hat hochentwickelte, keulenförmige, öfters deutlich gestielte (Fig. 86, 2) männliche Geschlechtssprosse; zumal die, welche an stielartigen Teilen des Thallus stehen, sind länger, die, welche

am blattartigen Teile stehen, sind viel kürzer gestielt oder sogar sitzend.

Ein Längsschnitt (Fig. 86, 3) zeigt, daß die Antheridien in schief aufwärts gerichteten Höhlungen stehen, und gleichzeitig, daß der männliche Sexualzweig, ebenso wie der weibliche (Fig. 86, 4) geflügelt ist.

Eine solche an die der Blätter der vegetativen Sprosse erinnernde Differenzierung ist aber bei den Sexualsprossen von *H. flabellatum* nicht mehr vorhanden. Es sind dort die männlichen Zweige zu sehr kleinen Polstern reduziert. Um den Unterschied recht deutlich zu machen, ist in Fig. 86, 3 ein männlicher Zweig von *H. flabellatum* mit einer getüpfelten Linie eingezeichnet worden. Den Bau der weiblichen Sexualsprosse dieser Art haben wir schon kennen gelernt.



Fig. 86. Hymenophytum phyllanthus, nach GÖBEL. 1 Der von einer Mittelrippe durchzogene Thallus hat sich an der Spitze ausläuferartig verlängert. Er trägt 5 ventrale Sprosse und unten rechts die Anlage eines sechsten. Zwei von ihnen, die sehr kurz geblieben sind, sind weibliche Sexualsprosse. S Sexualsproß. I Perichaetium. P Perianth. 2 Männlicher Sproß, von unten, mit durchschimmernden Antheridienhöhlen. 3 Längsschnitt eines männlichen Zweiges. 4 Weiblicher Sproß von unten. 5 Längsschnitt durch einen solchen. 6 Querschnitt durch einen weiblichen Sproß. 7 Längsschnitt eines solchen.

Eine interessante Frage ist es, wie so komplizierte Formen wie die des *H. flabellatum* mit ihrer weitgehenden Arbeitsteilung im Thallus, aus gewöhnlichen frondosen Formen entstehen können.

Das Charakteristische der *Hymenophytum*-Arten ist, daß eine Differenzierung in einen flachen, nicht rhizoidbildenden, blattartigen und in einen mehr oder weniger drehrunden, mittels Rhizoiden im Boden befestigten stengelartigen Teil entstanden ist.

Ist diese Arbeitsteilung nun fixiert?

GÖBEL entschied dies dadurch, daß er versuchte, den blattartigen Teil zur Bildung von Rhizoiden zu veranlassen. Das ist nun garnicht schwer, es genügt, den betreffenden Teil in Moos einzuwickeln oder abzuschneiden und flach auf den Boden zu legen.

Offenbar bildet also der flache Teil nur deshalb keine Rhizoide, weil er unter normalen Umständen über das Substrat emporgehoben wird und in der verhältnismäßig trockenen Luft die Bedingungen zur Rhizoidbildung fehlen. Auch können blattartige Stücke in halber Finsternis zu stengelartigen Organen auswachsen; die Differenzierung ist also nicht unverbrüchlich.

Göbel stellte sich weiter die Frage, ob es auch möglich sei, ein gewöhnliches frondoses Lebermoos dazu zu veranlassen, einen einem *Hymenophyten* ähnlichen Thallus hervorzubringen. Dies gelang in der Tat bei *Fegatella conica*. Läßt man nämlich bei dieser Art den Thallus sich im Dunkeln entwickeln, so entsteht nicht eine flache, dem Boden anliegende Frons, wie üblich, sondern eine aufrechte Modifikation, welche an den Stiel eines *Hymenophytum* erinnert.

Bringt man nun ein solches etioliertes Pflänzchen in das Licht, so bildet sich an der Spitze ein blattartiger Teil, der sich gabelt und dem oberen Teil von *Hymenophytum flabellatum* nicht unähnlich sieht.

Nun ist zweifellos die Differenzierung in einen stiel- und einen blattartigen Teil bei *Hymenophytum* nicht die direkte Folge einer Einwirkung von außen, aber ähnliche Ursachen haben doch wohl ursprünglich eine Rolle gespielt, indem die Differenzierung jetzt offenbar die Folge des Umstandes ist, daß der Sproß, der sich als Stiel emporhebt, anfänglich für die Einwirkung des Lichtes nicht empfindlich ist und sich also radiär entwickelt, später den Lichtreiz empfindet und flach wird. Wir können uns also die höheren *Hymenophytum*-Arten aus einem frondosen Ahnen entstanden denken durch die Annahme, daß die Pflanze periodisch eine autonome Etiolierung zeigt, d. h. sich zeitweilig der Einwirkung des Lichtes entzieht.

Von den zwei übrigen Gattungen, von *Blyttia* und *Symphyogyne*, wurde schon bemerkt, daß sie in ihren höchsten Formen den am meisten differenzierten *Hymenophytum*-Arten recht ähnlich sehen.

Sie sind nun noch deswegen interessant, weil sie zeigen, wie aus frondosen Formen foliose entstehen können, und weil bei einem Repräsentanten des Genus *Blyttia* die Reduktionsteilung sehr eingehend untersucht worden ist. Fangen wir mit der Beschreibung der Reduktionsteilung an.

In den Jahren 1893 und 1894 beschrieb Farmer bei *Blyttia (Pallavicinia) decipiens* eine höchst eigentümliche Reduktionsweise. Nach ihm sollte die Kernspindel in den Sporenmutterzellen nicht, wie es normal der Fall ist, bipolar, sondern quadripolar sein, und es sollten die Chromosomen in dieser Weise simultan auf die 4 Tochternuclei, also auf die Nuclei der Sporen, verteilt werden.

Es stellte sich weiter heraus, daß 8 Chromosomen in der Sporenmutterzelle vorhanden sind und nur 4 in einer jeden der Sporen, so daß die Trennungsteilung in der Sporenmutterzelle stattfindet.

Letzteres hat sich als richtig herausgestellt, und die wichtige Frage, wo die 2x-Generation der *Bryophyten* aufhört und die x-Generation wieder anfängt, ist von Farmer gelöst worden.

Gegen den ersteren Teil dieser Auffassung, die simultane Verteilung der Chromosomen der Sporenmutterzelle auf die Nuclei der Sporen, wurde aber alsbald Einspruch erhoben. Das Vorkommen von quadripolaren, tripolaren oder multipolaren Spindeln wurde zwar nicht geleugnet, denn dies ist überhaupt eine nicht so seltene Erscheinung, aber wo sie beobachtet wurde, stellte es sich heraus, daß nur frühe Stadien

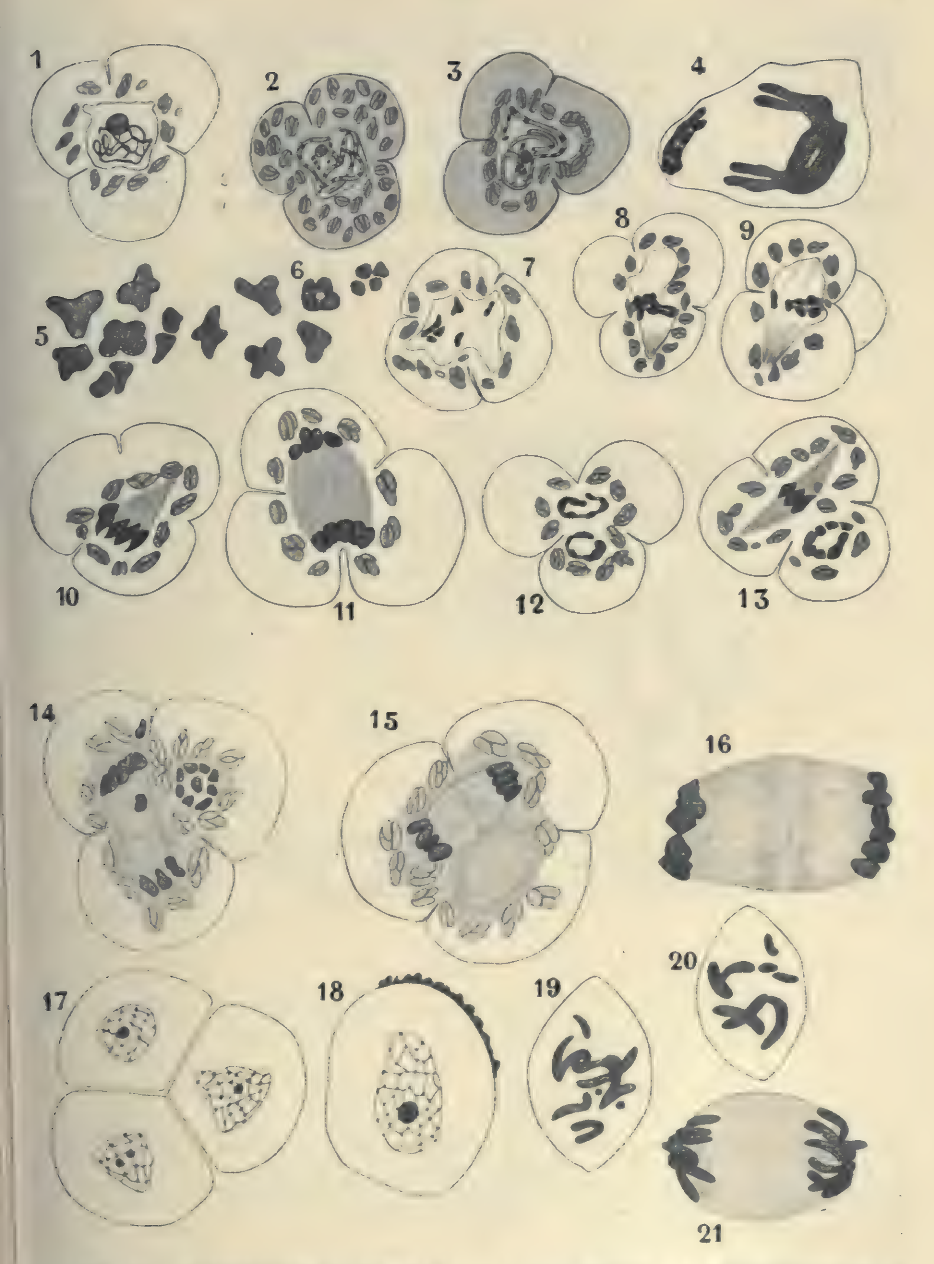


Fig. 87. Reduktionsteilung bei **Blyttia**, nach MOORE. 1 Sporenmutterzelle in Synapsis. 2 Spiremstadium. 3 Dickeres und kürzeres Spirem. 4 Spirem weiter gekürzt. 5, 6 Tetraden. 7 Prophase der ersten Teilung, Kern viellappig. 8—10 Bildung der bipolaren Spindel. 11 Telephase der ersten Teilung. 12 Anfang der Rekonstitution der Tochterkerne am Ende der ersten Teilung. 13 Metaphase der zweiten Teilung. 14 Telephase der zweiten Teilung. 15 Ebenso. 16 Bildung der Zellplatte. 17 Sporen. 18 Einzelne Sporen mit Anfang der Wandverdickung. 19 Kern aus einer Zelle der Seta mit 9 Chromosomen. 20 Rest desselben Kernes mit 7 Chromosomen; im ganzen also 16. 21 Ebenso, der nächste Schnitt zeigt, daß auch hier 16 Chromosomen vorhanden sind.

der Bildung der Kernspindel vorlagen, solche Abweichungen vorübergehend waren und die Spindel schließlich doch bipolar wird. Nur die simultane Verteilung der Chromosomen auf die 4 Tochternuclei wurde bezweifelt, da etwas Aehnliches weder im Pflanzen- noch im Tierreiche bekannt ist.

FARMER versuchte 1895 (Ann. of Botany, Vol. 9, p. 469—523) weitere Aufklärung hierüber zu erhalten durch das Studium der Kernteilung bei anderen Lebermoosen. Er fand quadripolare Spindeln bei *Aneura pinguis*



Fig. 88. Blattbildung bei Blyttia und Symphyogyne, nach GÖBEL. 1 Blyttia species. 2 Blyttia longispina, Thallusspitze. 3 Symphyogyne sinuata. 4 Symphyogyne dioica. 5 Umriß eines gegabelten jungen Thalluslappens. 6 Junges Blatt. 7 Thallusrand mit einem Zahne. 8 Scheitel im optischen Durchschnitt. 9 Flächenschnitt durch einen schmächtigen Sproß.

und *A. multifida*, bei *Scapania undulata*, bei *Fossombronia* und anderen, aber stets wurden schließlich normale bipolare Spindeln gebildet. DAVIS untersuchte später *Pellia* und gelangte ebenfalls zu der Auffassung, daß zwar quadripolare Spindeln angelegt werden, alles aber bei der Bildung der Sporen doch auf 2 normale sukzessive Mitosen hinausläuft.

Es war also wichtig, eine andere *Blyttia*-Art zu untersuchen, und dies geschah durch MOORE (Sporogenesis in Pallavicinia, Bot. Gaz. 1905,

Bd. 40, S. 82). Auch er fand zwar eine Andeutung quadripolarer Spindelbildung, die Teilung ist aber normal, es folgen sich sukzessive zwei Teilungen mit bipolaren Spindeln, von denen die erste die Trennungsteilung ist. Hier sowohl wie bei den anderen *Metzgeriales* und *Jungermanniales* ist im Gegensatz zu den *Marchantiales* die dreilappige Form (Fig. 87) der Sporenmutterzellen eigentümlich und auffallend.

Der zweite Punkt, weshalb uns *Blyttia* (21 Arten in allen Weltteilen, von denen zwei, *B. Lyellii* und *B. hibernica*, in Europa) und *Symphyogyne* (27 Arten in den Tropen und auf der südlichen Hemisphäre) interessierten, ist der, daß sie zeigen, wie Blätter bei frondosen Formen entstehen können.

Die meisten *Blyttia*-Arten sind rein frondos (Fig. 88, 1), einige aber zeigen fadenförmige Anhängegebilde, welche aus den von der Scheitelzelle gebildeten Segmenten entstehen und als Blätter aufzufassen sind (Fig. 88, 2).

Viel deutlicher wird dies bei *Symphyogyne*, schon der ausgebuchtete Umriß von *S. sinuata* (Fig. 88, 3) erinnert an Blattbildung; echte, aber sehr rudimentäre Blättchen werden angelegt bei einer von GÖBEL in Tovar gesammelten Art, und gut entwickelte Blätter produziert *Symphyogyne (Amphibiophytum) dioica* (H. KARSTEN) GÖBEL (Fig. 88, 4).

So sehen wir also schon bei den *Diplolaenaceae* echte Blätter, d. h. von den Segmenten der Scheitelzelle gebildete Thalluslappen auftreten. Bei den *Haplolaenaceae* fehlen diese, während sie bei den *Codoniaceae* sehr gut entwickelt sind.

Die Familie der

Haplolaenaceae

hat um das Sporogon nur eine schuppen- bis eiförmige Hülle aufzuweisen. Der Thallus ist breit, bandförmig oder am Rande gelappt. Der Elaterenträger steht als pinselartiger Büschel auf dem Kapselboden oder ist (bei *Blasia*) rudimentär. Die Kapsel ist kugelrund oder (bei *Blasia*) oval, regelmäßig vierklappig. Hierher gehören die Genera *Pellia* und *Blasia*. Als Beispiel mag

Pellia

dienen. Dieses Genus besteht aus 3 Arten, welche zirkumpolar über die ganze Welt vorkommen, sie sind denn auch alle in Europa vorhanden.

Die häufigste ist sicher *Pellia epiphylla*, welche bei uns zumal an Grabenrändern unter Eichenhackholz (bei Almen fast formationsbildend) vorkommt, aber an allen feuchten Stellen, in Wäldern, auf feuchten Felsen oder ebensolchen Mauern anzutreffen ist.

Pellia calycina bildet im Herbst kurze Sprosse (Fig. 89, C), welche leicht abbrechen und, wie GÖBEL bemerkt, als eine primitive Art von Brutkörperbildung zu betrachten sind.

Das Laub der *Pellien* ist übrigens flach, fleischig, am Rande wellig und unregelmäßig dichotom verzweigt, mit breiter, undeutlich begrenzter Mittelrippe (Fig. 89, C). An der Unterseite trägt es Rhizoide, aber keine Bauchschuppen.

Archegonien und Antheridien kommen bei *Pellia epiphylla* auf demselben Thallus vor. Die Antheridien stehen unregelmäßig auf der Oberseite des Frons und entstehen in der Nähe des Vegetationspunktes

(Fig. 89, 7, in der Achsel des schraffierten Haares die Scheitelzelle, oben die mit A bezeichnete Antheridienmutterzelle). Die Archegonien sind von einer einfachen Hülle (Fig. 89, 1 H) umgeben, über welche später die durchbrochene Calyptra C hervorragt, so daß der Stiel des Sporogons an seiner Basis zwei Manschetten hat.

Die Wand des Sporogons ist zweischichtig (Fig. 89, 19), Sporen und Elateren entwickeln sich wie bei den *Marchantiaceen*, aber die Elateren sind auf einem basalen Elaterenträger (Fig. 89, 2) inseriert. Das außerordentlich schnelle Wachstum des Elaterenträgers, der in

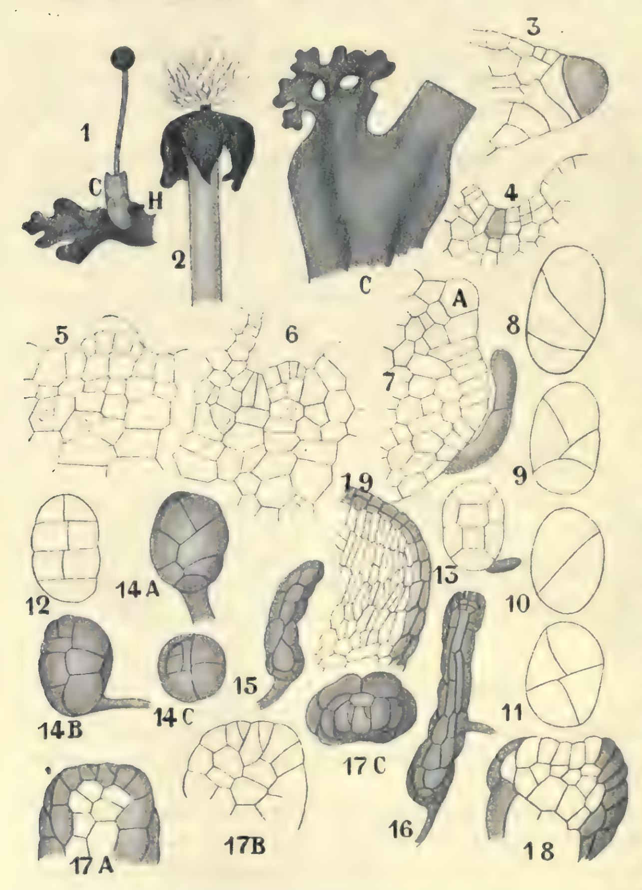


Fig. 89. **Pellia epiphylla**, ausgenommen Fig. C, welche P. calycina darstellt, 1 nach GIESENHAGEN, 2 und C nach GÖBEL, 3, 4 nach CAMPBELL, die übrigen nach LEITGEB. 1 Fruchtender Sproß, H Hülle, C die durchbrochene Calyptra. 2 Geöffnetes Sporogon mit zentralem Elaterenträger, C Brutknospensprosse der P. calycina. 3, 4 Vegetationspunkte des Thallus, die Scheitelzelle schraffiert, 3 im Längs-, 4 im Tangentialschnitt. 5 In Gabelung begriffener Sproßscheitel von der Dorsalseite, die Kreise geben die Insertionsstellen von Keulenhaaren an. 6 Ebenso. 7 Vegetationsscheitel im vertikalen Längsschnitte, bei A eine Antheridienanlage. 8—12 Anfangsstadien der Sporenkeimung innerhalb des Sporogons. 13—18 Weitere Keimungsstadien der Sporen, in 14 A und C die Anlage der Scheitelzelle sichtbar. 18 Anfangsstadien der Entstehung des flachen Thallus. 19 Längsschnitt eines jungen Sporogons.

3—4 Tagen das 80-fache seiner ursprünglichen Länge erreichen kann, dies wird nach ASKENASY durch die Stärke ermöglicht, welche in den äußeren Schichten der Seta vorhanden ist und während dieses Streckungsvorganges verbraucht wird.

Höchst eigentümlich ist *Pellia* durch den Umstand, daß die Sporen schon in der Kapsel zu keimen anfangen und also vielzellig werden (Fig. 89, 8—12). Bald nach ihrer Ausstreuung entsteht in einer der Zellen eine dreischneidige Scheitelzelle (Fig. 89, 14 A, 14 C), und es bildet sich der Thallus, der in normaler Weise aus seinen Segmenten die Geschlechtsorgane bildet (Fig. 89, 7).

Der Vegetationspunkt ist, wie Fig. 89, 7 ebenfalls zeigt, durch Schleimhaare geschützt.

Die Familie der

Codoniaceae

ist charakterisiert durch den Besitz eines Stengels mit 2 Reihen schief angefügter Blätter oder durch einen Thallus mit flügelartigen Wucherungen an der Oberseite. Die Hülle ist weit, flügelartig. Elaterenträger fehlen. Die kugelrunde Kapsel zerfällt unregelmäßig.

Hierher gehören die Genera *Petalophyllum* (mit flügelartigen Wucherungen an der Thallusoberseite aus Europa), *Fossombronia* und *Treubia* mit Stengel und Blättern, von denen erstere in Europa, letztere auf Java vorkommt. Die beiden letzteren mögen hier besprochen werden.

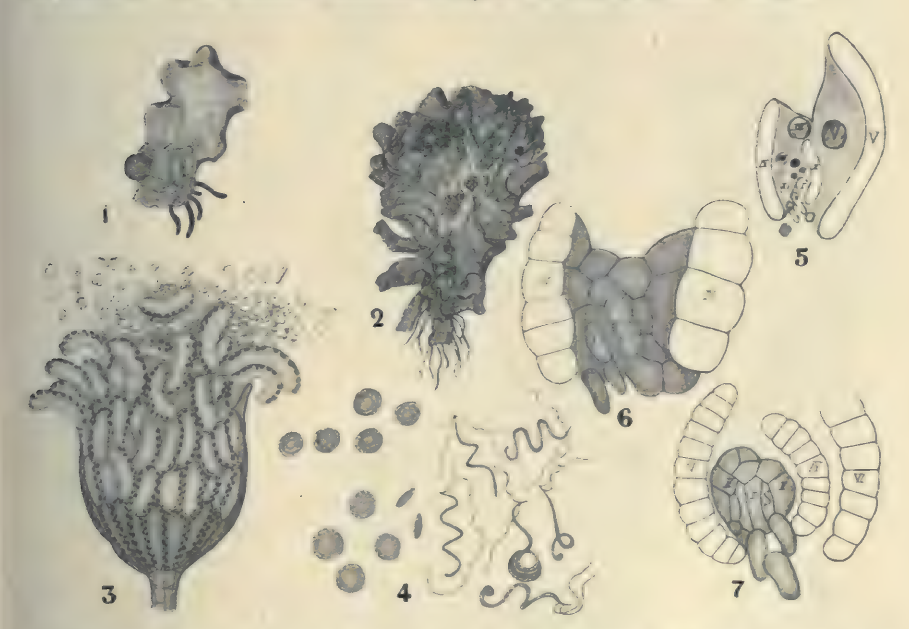


Fig. 90. Fossombronia pusilla, 1—4 nach THURET, 5—7 nach LEITGEB. 1 Abgerissener Thalluslappen mit Archegonien und einem Antheridium. 2 Habitusbild eines die gelben Antheridien zeigenden Pflänzchens. 3 Geplatztes Antheridium, die Entleerung der Spermatiden zeigend. 4 Platzende Spermatiden und freie Spermatozoen. 5 Sproßscheitel in Scheitelansicht, um die gegenseitige Lage der Organe zu zeigen, I—V (weiß) die Blätter, II—IV (hellgrau) die mit dem entsprechenden Blatte aus demselben Segmente entstandenen Haare, III—V (dunkelgrau) die Archegonien in den Blattachseln der betreffenden Blätter. 6 Derselbe ohne Archegonien, man sieht, wie der dorsale Segmentteil zur Blattbildung verwendet wird. 7 Scheitelansicht der Scheitelzelle S, mit Anlage eines Astes in Segment III.

Das Genus

Fossombronia

enthält kleine rasenbildende Arten, welche auf feuchtem Sandboden vorkommen und auffallend violette Rhizoide haben. *F. pusilla* ist bei Almen häufig.

Der Thallus trägt 2 Reihen schief inserierter, unterschlächtiger, dichtgedrängter Blätter, die dem Ganzen ein verwirrtes, krauses Aeußere

verleihen (Fig. 90, 2). Diese Blätter sind an der Basis öfters mehrschichtig. Um den Vegetationspunkt herum sind die Blätter sehr dichtgedrängt, und da überdies noch Schleimhaare vorhanden sind, ist der Scheitel sehr gut geschützt.

Die Antheridien und Archegonien stehen an der Oberseite des Stengels. Die Antheridien sind kugelig, langgestielt, springen an der Spitze auf und lassen die Spermatozoen, wie schon THURET beschrieb, austreten. Das befruchtete Archegon umgibt sich mit einem großen, becherförmigen Perianth, welches oft wieder von pfriemenförmigen Blattschuppen umgeben ist. Die Kapsel ist kurzgestielt, sie teilt sich beim Oeffnen in verschiedene Stücke, infolgedessen bleibt, wie GÖBEL

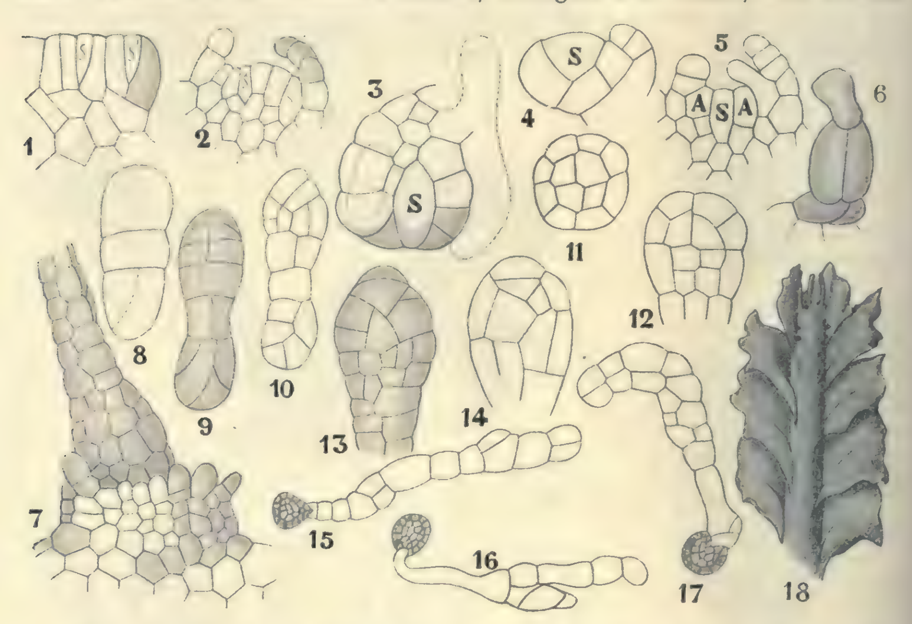


Fig. 91. Fossombronia pusilla, 1—17 nach LEITGEB, 18 nach GÖBEL. 1 Längsschnitt eines Vegetationspunktes mit Anlage eines Astscheitels (S') in einem Segmente. 2 Ebenso. 3 Scheitelzelle mit den 3 jüngsten Segmenten. 4 Dieselbe. 5 Längsschnitt durch einen Scheitel mit Antheridienanlagen (A). 6 Keulenhaar mit seinen schuppenförmig über die Sproßoberfläche hervorragenden Tragzellen. 7 Anlage der Hülle um ein befruchtetes Archegon. 8—10 Junge Embryonen der 2x-Generation. 11, 12 Weitere Differenzierungen im Embryo. 13, 14 Spitzen des in 9 dargestellten Embryos. 15—17 Keimende Sporen. 18 Sproß von oben.

beschreibt, ein schüsselförmiges Stück stehen, das der Masse von Sporen und Elateren als Unterlage dient. Durch die Bewegungen der Elateren wird diese Masse voluminöser und kann so leicht durch Wind oder Regen fortgetragen werden.

Vor kurzem ist von HUMPHREY eine Art sehr genau untersucht worden. Aus dessen Artikel „The Development of Fossombronia longiseta AUST.“ in Annals of Bot., Vol. 77, Jan. 1906 sei folgendes mitgeteilt: *Fossombronia longiseta* ist in Kalifornien häufig und kam unter anderem im Campus der Leland Stanford Jr. University vor, wo die Untersuchung stattfand. Unter besonders günstigen Bedingungen kann in einer Saison dreimalige Dichotomie auftreten (Fig. 92, 1). Antheridien und Arche-

gonien können auf demselben (Fig. 92, 2) oder auf verschiedenen Exemplaren vorkommen. Die reifen Antheridien sind orangefarbig. Fig. 92, 4—13 zeigen die Entwickelung des Antheridiums, welche einige Uebereinstimmung mit der von *Sphaerocarpus* aufweist. Die eigentliche Mutterzelle des Antheridiums teilt sich nämlich durch eine horizontale Wand in zwei übereinander liegende Zellen, während bei den meisten *Jungermanniales* und *Metzgeriales* diese Wand vertikal steht. Da aber LEITGEB für *F. pusilla* die normale Antheridienentwickelung der *Jungermanniales* angibt, so ist diese Variation offenbar nicht sehr wichtig, um so weniger, als auch bei *F. longiseta* darauf zwei vertikale Teilungen folgen, welche die Oktanten bilden und dann in üblicher Weise die Wand des Antheridiums abscheiden. Das reife Antheridium springt bei Benetzung auf (Fig. 92, 14), die sich danach oft U-förmig krümmenden Wandzellen zeigen, wie große Spannung in der Wand herrschte.

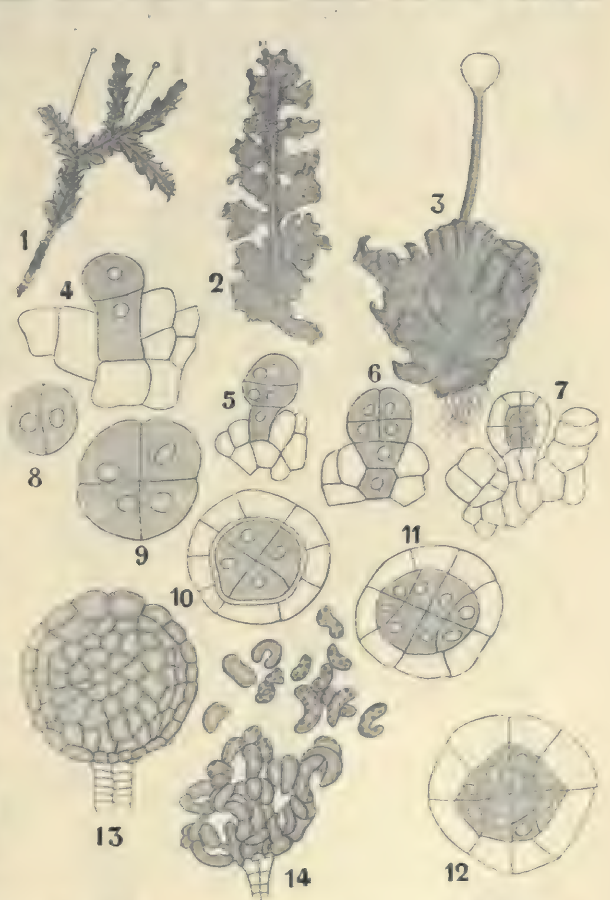


Fig. 92. Fossombronia longiseta, nach HUMPHREY. 1 Besonders ausgiebig verzweigtes Exemplar mit 2 Sporogonen. 2 Ast mit Archegonien und Antheridien. 3 Exemplar mit Sporogon. 4—13 Entwickelung der Antheridien. 14 Platzendes Antheridium.

Bei der Bildung der Spermatozoen stellt es sich heraus, daß die Zahl der Chromosomen im vegetativen Gewebe der x-Generation (Fig. 93, 14) dieselbe ist wie die in den Geschlechtszellen (Fig. 93, 20), wie zu erwarten war. Während der Spermatogenese konnten an keinem Kernteilungsstadium Centrosomen nachgewiesen werden. Die Energide der Spermatidenmutterzelle teilt sich in zwei Spermatiden, zwischen denen keine Wand gebildet wird (Fig. 93, 21, 22).

Blepharoplasten werden offenbar im Cytoplasma des Spermatiden neu gebildet, begeben sich darauf nach einen der Pole und bilden später die Cilien.

Im Cytoplasma der Spermatiden sehen wir bald einen Nebenkörper auftreten (Fig. 93, 23), welcher sich nach dem vom Blepharoplasten ein-

genommenen Pol begibt, sich dort verlängert und das Mittelstück des Spermatozoons bildet.

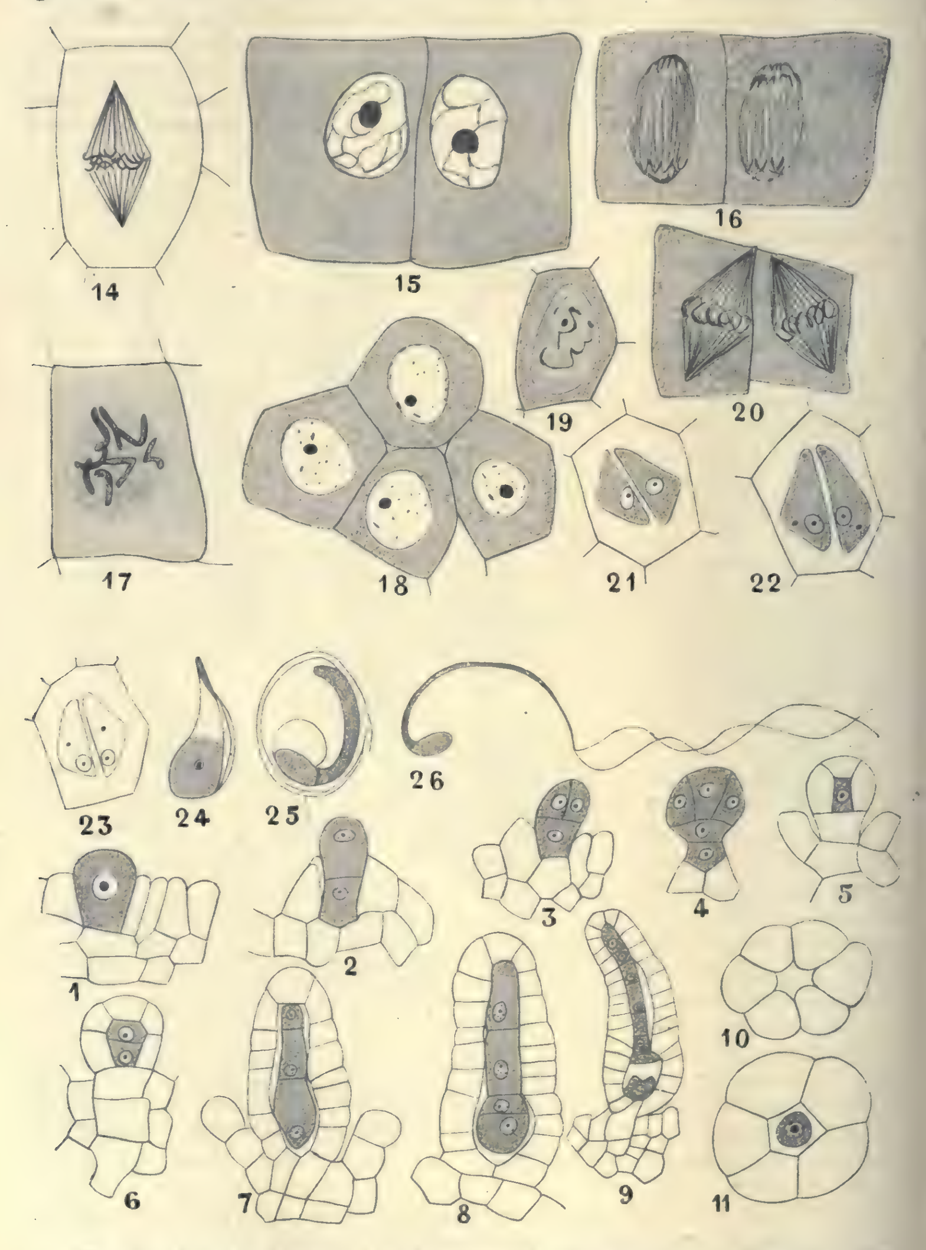


Fig. 93. Fossombronia longiseta, nach HUMPHREY. 14 Vegetative Zelle. 15—26 Weitere Entwickelung der Spermatozoen. 1—11 Entwickelung des Archegons.

Die Entwickelung des Archegons (Fig. 93, 1—11) ist, wie die Figuren zeigen, die für *Jungermanniules* gewöhnliche, so wird meistens die für die

Jungermanniales typische Zahl von 5 Reihen von Wandzellen (Fig. 93, 11) gebildet, es kommen aber auch wohl, wie bei *Geothallus* (einem mit *Sphaerocarpus* verwandten Genus), 6 Reihen vor (Fig. 93, 10).

Die erste Teilung in der Archegonmutterzelle ist horizontal; dieser folgen drei fast vertikale Teilungen in der oberen Zelle. Darauf entstehen horizontale und vertikale Wände in der Stielzelle. Spätere Teilungen bilden die Kappenzelle und die axillaren Zellen, aus welchen letzteren 6 Kanalzellen, eine Bauchkanalzelle und ein ziemlich großes Ei hervorgehen. Ein Spermatozoon konnte im befruchteten Ei nachgewiesen werden.

Meistens entwickelt sich, wie Fig. 92, 3 zeigt, nur ein Archegon zu einem langgestielten Sporogon.

Der Embryo der 2x-Generation entwickelt sich nach dem Typus der *Jungermanniales*, Kapsel und Seta entstehen also aus der epibasalen Zelle.

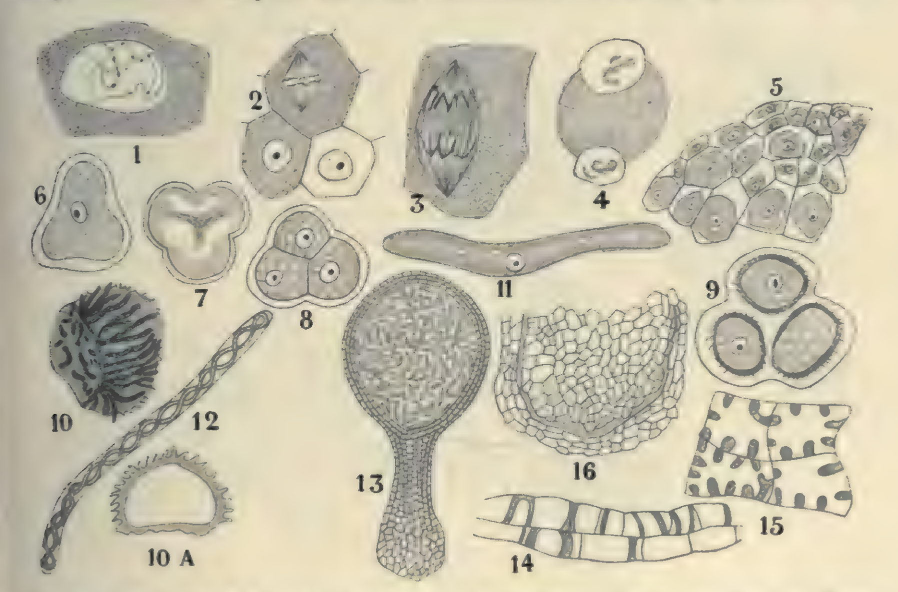


Fig. 94. **Fossombronia longiseta.** Entwickelung der Sporen und der Kapsel, nach HUMPHREY. 1—10 Entwickelung der Sporen. 10 A Querschnitt einer reifen Spore. 11 Junge, 12 fertige Elatere. 13 Längsschnitt einer jungen Kapsel mit so dicht anliegender Calyptra, daß die Wand dreischichtig statt zweischichtig erscheint. 14 Querschnitt durch die zweischichtige Wand. 15 Verdickungen der Wandzellen. 16 Längsschnitt durch den Gynoeciumboden mit eingedrungenem Fuß, die Zerstörung des Bodengewebes zeigend.

Nachdem das Archespor in üblicher Weise gebildet worden ist, tritt natürlich in den Sporenmutterzellen Karyokinese auf, bei der ebensowenig wie bei der Spermatogenese Centrosomen beobachtet werden konnten. Das Material ist aber so schwer zu fixieren, daß sogar die Reduktionsteilung nicht studiert werden konnte. Die Sporen entstehen in der gewöhnlichen Weise in Tetraden.

Alsbald entsteht um jede Spore eine Wand, und etwas später wird ein Endospor differenziert.

Die reife Kapsel ist schon, bevor sie über das Involucrum hervorragt, braun, fast schwarz.

Die Kapsel springt mit 4 unregelmäßigen Klappen auf, welche sich nach unten krümmen und so die Sporen- und Elaterenmasse entblößen.

Die Wand der Kapsel ist zweischichtig, in der ursprünglichen Beschreibung des Genus wird angegeben, daß unvollkommen ringförmige Wandverdickungen nur in der inneren Schicht der Kapselwandung vorkommen, bei unserer Art zeigt aber Fig. 94, 14, daß beide Schichten aus solchen Zellen bestehen.

Die Calyptra liegt oft dem Sporogon so eng an, daß sie schwer von einer Wandschicht des letzteren zu unterscheiden ist (Fig. 94, 13).

Der Fuß dringt in die x-Generation ein, deren Zellen er zusammendrückt (Fig. 94, 16).

Das Interessanteste unserer Pflanze sind zweifellos die Blätter; sie entstehen als Auswüchse, welche äußerlich noch nicht sehr von dem

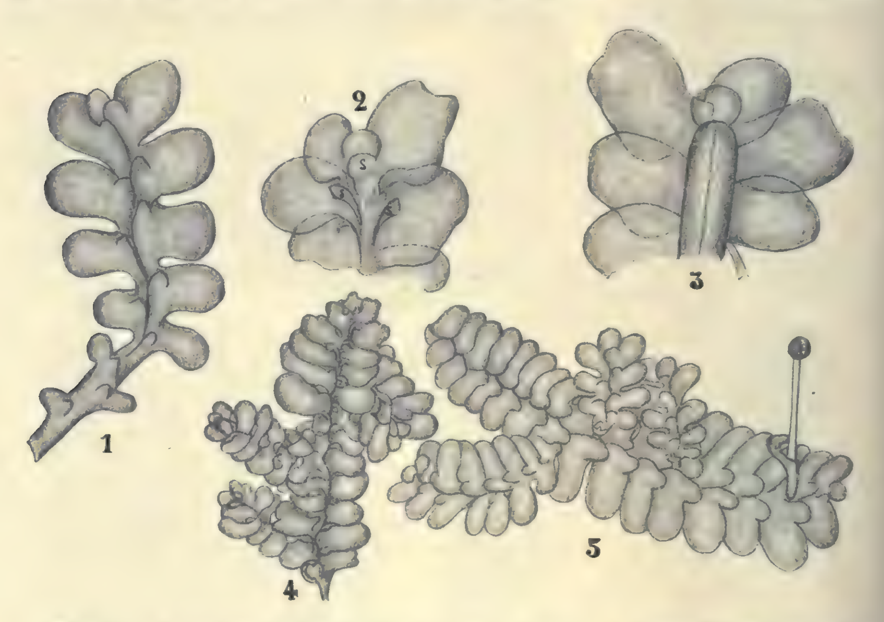


Fig. 95. Treubia insignis GÖBEL, nach GÖBEL. 1 Junge Pflanze von oben, neben jedem Blatte steht, nahe dem Vorderrande, eine Schuppe, deren Insertion sich kammartig nach hinten verlängert. Unter dieser Schuppe befinden sich, wenn die Pflanze fertil ist, die Sexualorgane. Nach unten hin, wo die Blätter kleiner werden, wird der Kamm undeutlich, und der Stengel, auf dem die Schuppen inseriert sind, tritt deutlich hervor. 2 Spitze einer Pflanze, S die Schuppen, die zwei unteren zurückgeschlagen, um die Stellung der Geschlechtsorgane zu zeigen; deutlich sieht man hier, sowie in Fig. 3, welche die Unterseite einer Stengelspitze zeigt, wie die Hinterseite des jüngeren Blattes die Oberseite der nächst ältern deckt. 4 Habitusbild einer weiblichen Pflanze, von oben gesehen. 5 Ebenso von einer Pflanze mit Sporogon.

Aussehen des jungen Stämmchens abweichen, indessen, je älter sie werden, desto mehr Blattcharakter erhalten.

Bei *F. longiseta* trägt die Spitze eines jeden Blattlappens eine Schleimzelle, vermutlich ein reduziertes Haar ohne Chlorophyll, welches wohl im trocknen Sommerklima Kaliforniens die Pflanze durch den Sommer bringt.

Wir haben hier also wieder einen Fall von unvermittelter Blattbildung vor uns.

Die am schönsten entwickelten Blätter hat aber ein anderes Genus dieser Familie, nämlich

Treubia,

welches nur eine einzige Art enthält, die

Treubia insignis,

die von GÖBEL in Java entdeckt wurde und von der ich später an derselben Fundstelle Material sammelte. Ueber den vulkanischen Boden der nach Tjibodas gerichteten Seite des Pangerangos in einer Meereshöhe von etwa 6000 Fuß laufen kleine Bächlein, halb unter dem Urwaldhumus verborgen, und in dieser feuchten Umgebung kriechen die oft 1 dm langen Thallome dieses riesigen Lebermooses, während daneben sich die orthotropen Sprossen des seltenen *Calobryum Blumei* erheben.

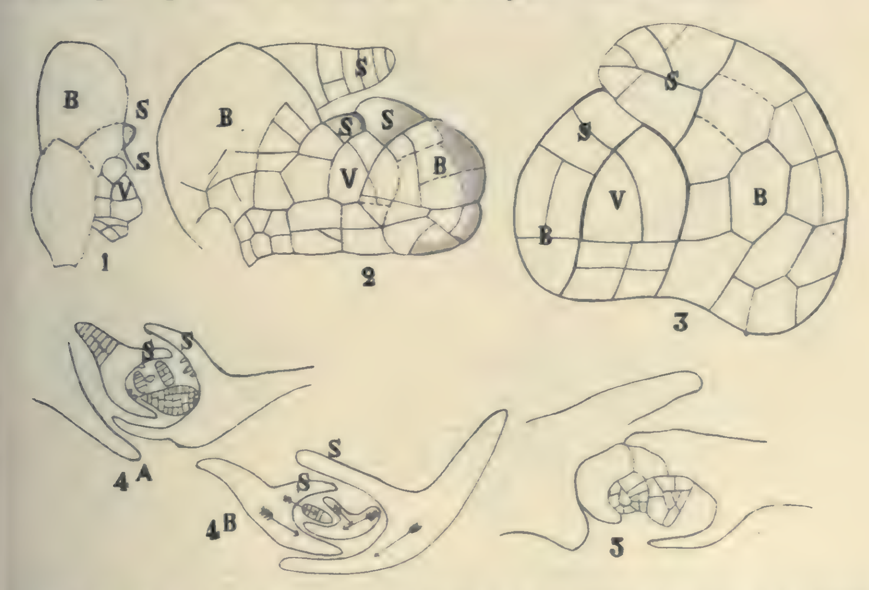


Fig. 96. Treubia insignis, nach GÖBEL. V Vegetationspunkt, B Blätter, S Schuppen. 1 Stammscheitel, links die Umrisse des viertjüngsten Blattes (B), S die zugehörige Dorsalschuppe. 2 Ebenso, die Blätter mit B, die zugehörigen Schuppen mit S bezeichnet. 3 Querschnitt des Scheitels, Bezeichnungen wie oben; er zeigt deutlich, daß die Schuppe aus dem dorsalen Teile des Blattsegmentes hervorgeht. 5 Querschnitt durch eine sich verzweigende Stammspitze. 4 A, 4 B Querschnitte durch die Stammknospe, 4 A tiefer, 4 B höher, welche deutlich zeigen, daß die Schuppen S Dorsalflügel der Blätter, sowie daß die Blätter etwas schief inseriert sind.

Treubia besitzt 2 Reihen großer Blätter, aber keine Spur von Amphigastrien. Die Blätter werden mehr als 1 cm lang, sind an der Basis mehrschichtig, höher hinauf aber einschichtig und stehen so dichtgedrängt, daß keine Internodien zwischen ihnen übrig bleiben; bisweilen berühren sie nur einander, bisweilen aber stehen sie so dicht, daß sie deutlich unterschlächtig sind, so z. B. in der Nähe des Vegetationspunktes (Fig. 95, 3).

An der Rückenseite des Thallus befinden sich 2 Reihen von Schuppen, welche kammartig verlaufen. Dadurch wird der Stengel dort dem Auge verborgen, weiter rückwärts, wo sowohl die Blätter wie die

Schuppen kleiner sind, ist er sichtbar (Fig. 95, 1). Die Schuppen entstehen aus demselben Segment wie das zugehörige Blatt und können als ein Flügel desselben betrachtet werden, etwa in gleicher Weise wie bei *Fissidens*. Die Figuren auf S. 159 machen dies wohl klar.

Diese Schuppen decken die Geschlechtsorgane (Fig. 97, 7) und die Brutkörper und dienen ebenfalls zum Schutze des Vegetationspunktes (Fig. 97, 6). Dieser ist überdies noch von Schleim eingehüllt, der von Schleimpapillen gebildet wird, welche an dem unteren Rande der Blätter stehen (Fig. 97, 10).

Solche blattbürtigen Schleimpapillen fand GÖBEL auch bei *Fossombronia caespitiformis*; wir lernten sie auch schon bei *Fossombronia longiseta* kennen.

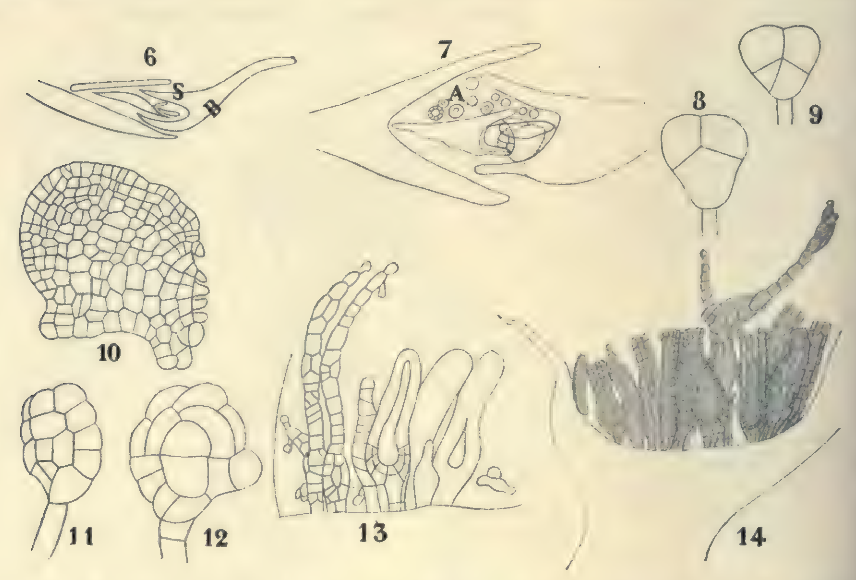


Fig. 97. Treubia insignis, nach GÖBEL. 6 Querschnitt durch die Sproßspitze, ziemlich hoch über der Scheitelzelle geführt, die Ueberragung der Blätter und der Schuppen zeigend. 7 Tiefer geführter Querschnitt durch eine andere Sproßspitze, bei A die von der Schuppe bedeckten Archegonien. 10 Junges Blatt mit Schleimpapillen (rechts unten) an dem sich eben entwickelnden Blattflügel. 8, 9, 11, 12 Brutkörper. 13, 14 Archegonien und Paraphysen.

Damit haben wir dann die dorsiventralen Formen der *Metzgeroideae* oder *Jungermanniales anakrogynae* behandelt und wollen uns jetzt den radiären Formen dieser Gruppe und zwar der Familie der

Haplomitriaceae

zuwenden, wovon wir

Calobryum

besprechen wollen. Wahrscheinlich sind solche radiären Formen die ursprünglichen, wovon die plagiotropen abgeleitet sind, was für die Phylogenie der ganzen Klasse der Lebermoose von Wichtigkeit sein kann. Es ist nämlich auffallend, daß die Dorsiventralität auch bei den plagiotropen Formen sich noch nicht auf den Vegetationspunkt zu

erstrecken braucht. So ist bei denjenigen Arten, welche gut entwickelte Amphigastrien haben, wie GÖBEL nachwies, die Projektion der Scheitelzelle ein gleichseitiges Dreieck, die Scheitelzelle demnach noch radiär, während bei denjenigen Arten, bei denen die Amphigastrien reduziert oder ganz weggefallen sind, die Basis der dreieckigen Scheitelzelle kleiner ist als die aufrechten Seiten, so daß die Scheitelzelle also bilateral symmetrisch ist.

Calobryum, ursprünglich von BLUME gesammelt, war ganz verschwunden, bis GÖBEL sie fast 60 Jahre später auf dem Salak wieder fand und sie auch antraf zwischen Lebermoosen, welche KARSTEN am Pangerango sammelte. An letzterem Orte habe ich sie später in großen Mengen meistens zusammen mit *Gottschea* und *Treubia* angetroffen und

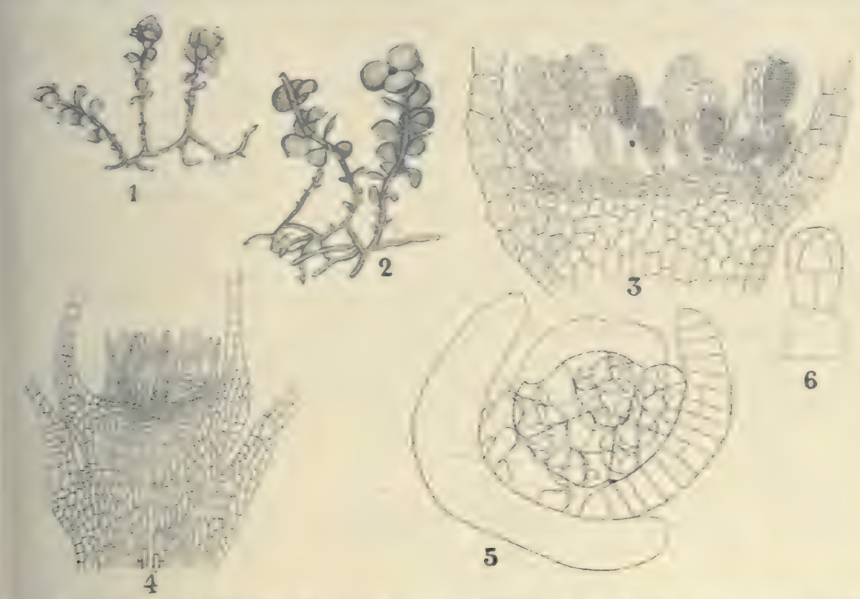


Fig. 98. Calobryum Blumei, nach GÖBEL. 1, 2 Habitusbilder eines sterilen und eines fertilen Pflänzchens. 3 Längsschnitt eines Androeciums. 4 Ein solcher eines Gynoeciums. 5 Querschnitt eines Gynoeciums, die unterliegenden Segmentwände und die darin aufgetretenen Teilungswände punktiert. 6 Junges Antheridium.

gesammelt. *Calobryum* wächst aufrecht und gleicht einem *Mnium*-Pflänzchen (Fig. 98, 1, 2), die Pflanze trägt 3 Reihen von gleichgroßen Blättern. So wie *Haplomitrium* ist sie interessant durch das gänzliche Fehlen von Wurzelhaaren; die Nahrung wird durch wurzelartige Stolonen dem Boden entnommen.

Die Blätter sind völlig quer inseriert, zeigen also die ursprüngliche Insertion der Lebermoosblätter, denn auch die plagiotropen Lebermoose, bei denen die Blätter später schief inseriert sind, haben am Vegetationspunkt quer inserierte Blätter.

Calobryum bildet nun zuweilen anisophylle Sprosse, an denen die Blätter der einen Reihe halb so groß sind wie die der beiden anderen Reihen, ja sogar ganz verkümmern können, und an solchen Sprossen wird denn auch die Insertion der Blätter der beiden übrigbleibenden Blattreihen schief.

So wie bei *Treubia* sind die Blätter in der Nähe ihrer Insertion mehrschichtig, was auch bei *Gottschea* der Fall ist und, wie GÖBEL bemerkt, ein Gegenstück zu der Sukkulenz mancher Phanerogamen bildet.

Die Blätter entstehen aus den Segmenten, welche von der dreiseitigen Scheitelzelle abgeschnitten werden; sie sind zunächst einschichtig, werden aber später durch perikline Teilungen in der Nähe der Basis mehrschichtig. Die für die akrogynen *Jungermanniales* typische Halbierung des jungen Blattes fehlt völlig. Schleim wird ebenso reichlich von den jungen Blättern wie von den Rhizomspitzen gebildet. Die schleimbildenden Haare stehen ebenso reichlich am Blattrande wie auf der breiten Seite des Blattes, und auch auf dem Stengel selbst (Fig. 99, 8).

Die Stämmchen sind insoweit in Gewebe differenziert, als die peripheren Zellen viel Stärke enthalten, die inneren langgestreckt und stärkefrei sind.

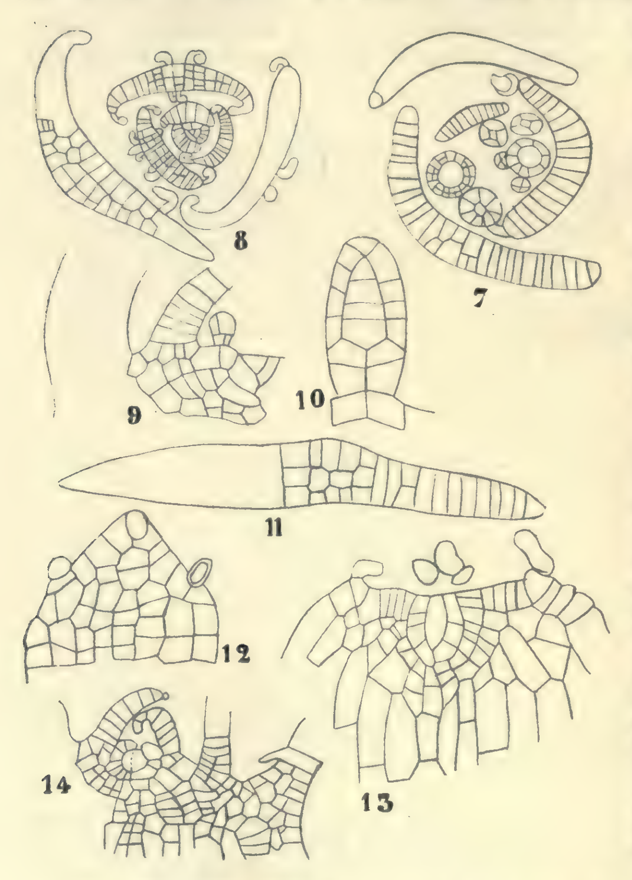


Fig. 99. Calobryum Blumei, nach GÖBEL. 7 Höher geführter Querschnitt durch dasselbe Gynoecium, welches in Fig. 98, 5 abgebildet ist. 8 Querschnitt des Vegetationspunktes, die dreiseitige Blattstellung und die Schleimpapillen auf den Blättern zeigend. 9 Junges Archegonium. 10 Ein etwas älteres von außen betrachtet. 11 Querschnitt eines Blattes und zwar des 3. Blattes des äußeren Kreises der Fig. 8. 12 Oberansicht eines jungen Blattes. 13 Längsschnitt einer Rhizomspitze. 14 Solcher einer beblätterten Stengelspitze.

Das Wachstum der Laubsprosse ist durch die Bildung der terminalen Gametöcien begrenzt. Die Gametöcien sind hier so hoch, wie bei keinem anderen Lebermoose entwickelt. Die Geschlechtsorgane werden von Involucralblättern umhüllt, von denen je drei heller gefärbt und größer sind als die Laubblätter, während überdies meistens noch 1 oder 2 kleine Blättchen vorhanden sind, welche offenbar durch die Entwickelung der Geschlechtsorgane an einem völligen Auswachsen verhindert wurden. Das Ganze erinnert sehr an ein *Mnium*-Gametoecium. In kräftigen Gynöcien stehen 30 und mehr Archegonien auf der verbreiterten, meistens leicht gewölbten Sproßspitze; zwischen diesen befinden sich Schleimpapillen, so daß die Archegonien in Schleim eingebettet sind. Der Boden

des Gynoeciums ist kleinzellig, stärkereich, und es wird hier offenbar ein Magazin mit Reservesubstanzen für den Embryo der 2x-Generation angelegt.

Das Androecium gleicht sehr dem Gynoecium, beide weichen von denen von *Haplomitrium* dadurch ab, daß zwischen den Geschlechtsorganen bei *Calobryum* keine, bei *Haplomitrium* jedoch Blätter stehen.

Das jüngste Archegon entsteht schon aus dem zweitjüngsten Segment der Scheitelzelle, also in deren unmittelbarer Nähe.

Das Wachstum des Stengels hört dann bald auf, später ist die Scheitelzelle unkenntlich, vielleicht sogar zur Bildung eines Archegons verwendet. *Calobryum* gehört also in dieser Hinsicht zu LEITGEBS „*Akrogynen*", da nach LEITGEB das Charakteristische der *Akrogynen* in dem Umstande liegt, daß die Archegonien in der Nähe der Scheitelzelle entstehen, bevor Blätter gebildet werden, und daß das Wachstum des Stengels dann aufhört.

Aber der zweiten Forderung, die LEITGEB an ein akrogynes Lebermoos stellt, genügt *Calobryum* nicht; es tritt keine Halbierungswand in der Blattanlage auf, wodurch diese in einen Ober- und Unterlappen zerlegt wird. GÖBEL bemerkt denn auch mit Recht, daß *Calobryum* eine echte *Anakrogyne* ist, und daß auch in der Reihe der *Anakrogynen* ein Vorrücken der Geschlechtsorgane nach dem Scheitel hin stattgefunden hat. Die eigentümliche Verbreitung der *Haplomitriaceae* zeigt wohl, daß wir es mit dem Reste einer früher weiter verbreiteten Familie zu tun haben. Von den beiden einzigen hierher gehörigen Gattungen hat man *Calobryum Blumei* nur noch auf Java gefunden und *Haplomitrium Hookeri* in England, Skandinavien und Norddeutschland angetroffen, während von den von SCHIFFNER zu *Calobryum* gerechneten *Scalia*-Arten 1 in den Andes, 1 auf den Antillen und 2 in Japan vorkommen. Damit sind also die anakrogynen *Jungermanniales* behandelt, und wir können die Besprechung der *Akrogynen* anfangen.

Zehnte Vorlesung.

Die akrogynen Jungermanniales.

I. Die Epigonantheae.

Zu dieser außerordentlich großen Gruppe gehören ausschließlich Formen, welche dorsiventral beblätterte Stämmchen haben, oder deren fertile Sprosse wenigstens so beblättert sind.

Sie besitzen 3 Reihen von Blättern, nämlich zwei Reihen von Laubblättern oder Oberblättern, und eine Reihe von Amphigastrien oder Unterblättern, letztere meistens in der Form sehr bedeutend von den Oberblättern abweichend; auch kann die Amphigastrienreihe gänzlich reduziert sein, so daß Unterblätter fehlen. Die Gruppe ist weiter dadurch charakterisiert, daß die jüngsten von der Scheitelzelle gebildeten Segmente bereits Archegonien bilden, ja es wird in vielen, wenn auch nicht in allen Fällen schon die Scheitelzelle selber fertil. Auf jeden Fall wird durch dieses Auftreten von Geschlechtsorganen das weitere Wachstum des fertilen Sprosses unmöglich gemacht.

Sobald am Laubsproß eine Blattanlage gebildet wird, tritt im Segment eine Halbierungswand auf, wodurch das Blatt in zwei Hälften zerlegt wird. Von diesen Hälften entwickelt sich die eine zum sogenannten Unterlappen, die andere zum Oberlappen.

Die Aufgabe der Umhüllung der Geschlechtsorgane fällt ausschließlich den Blättern zu, so ist z. B. ausnahmslos der Oberlappen eines Oberblattes zum Umhüllungsorgan der Antheridien bestimmt, und wo ein Perianth vorhanden ist, besteht dies aus Blättern. Ein solches Perianth wird zu gleicher Zeit mit den Archegonien angelegt, entwickelt sich aber meistens erst, wenn die 2x-Generation sich zu entwickeln anfängt.

In der Verzweigung weichen die akrogynen *Jungermanniales* von dem z. B. bei den *Phanerogamen* üblichen Modus darin ab, daß die Zweige nie in den Achseln der Blätter stehen, sondern im Gegenteil aus den Segmenten der Scheitelzelle selbst, welche sonst zu Blättern werden würden, sich bilden.

In Uebereinstimmung mit der Dorsiventralität der *Akrogynen* stehen die Zweige lateral oder ventral; dorsale Verzweigung, die SPRUCE für *Anamoclada* angibt, existiert, wie GÖBEL (Flora, 1906, S. 130) nachwies, nicht; auch bei diesem Genus ist die Verzweigung lateral; auch hier entstehen die Zweige unter den Seitenblättern.

Da die Zweige also ausnahmslos aus den blattbildenden Segmenten hervorgehen, welche, wie wir sahen, durch eine Halbierungswand in Unter- und Oberlappen geteilt werden, so können bei der Verzweigung zwei Fälle eintreten, nämlich:

I. Die eine Hälfte des Segmentes wird zum Zweige, und der Zweig nimmt also die Stelle eines Blattlappens ein.

In diesem Falle sehen wir, daß dem Blatte, unter welchem der Seitenzweig steht, der Unterlappen fehlt. Das finden wir z. B. bei *Frullania dilatata*, dem genau oberhalb des Seitenzweiges stehenden Blatt fehlt das Blattohr.

II. Das Segment bildet beide Blatthälften, aber eine Zelle aus dem unteren Teile des Segmentes (der Blattanlage also) wird zur Scheitelzelle des Zweiges.

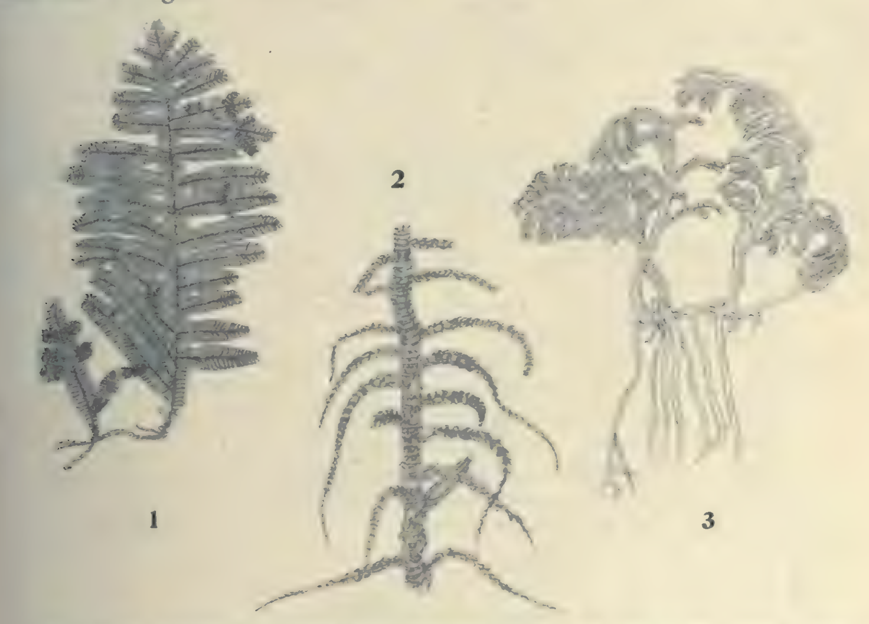


Fig. 100. Beispiele verschiedener Zweigarten bei Akrogynen, nach GÖBEL. 1 Bryopteris filicina. 2 Lophocolea cavifolia. 3 Lembidium.

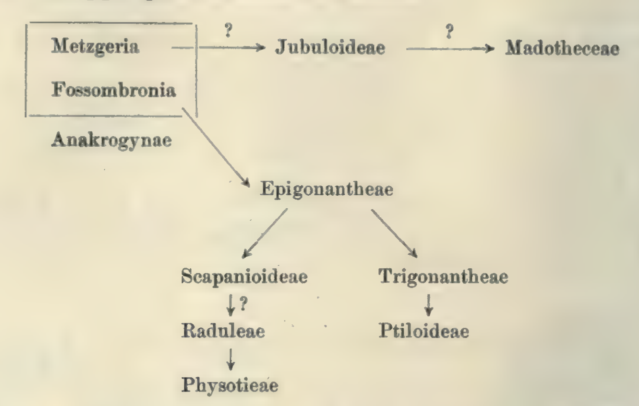
In solchen Fällen findet man also den Zweig unter einem völlig entwickelten Blatt, z. B. bei *Radula complanata*.

Die Zweige können Längstriebe und Kurztriebe (*Bryopteris filicina* z. B.), Flagellen, d. h. Zweige mit reduzierten Blättern (z. B. *Lophocolea cavifolia*) und Rhizome sein (z. B. *Lembidium*). (Vergl. Fig. 100.)

Was den Anschluß der *Akrogynen* an die *Anakrogynen* betrifft, so sind erstere wohl ein oder mehrere Male aus letzteren entstanden, vielleicht aus Formen wie *Metzgeria* oder *Fossombronia*.

Die Gruppe der *Akrogynen* ist außerordentlich formenreich und sehr schwer weiter einzuteilen; nach SCHIFFNER enthält sie eigentlich nur eine gut begrenzte kleine Gruppe, nämlich die der *Jubuloideen*, welche zumal durch den zu einem sackartigen Organ umgebildeten Unterlappen charakterisiert ist, eine Metamorphose, welche jedoch auch wohl bei anderen Gruppen vorkommt.

Untenstehende, von SCHIFFNER entliehene Beziehungen sind denn auch sehr problematischer Natur, können aber als Wegweiser in dieser sehr großen Gruppe gute Dienste erweisen.



Wie wir schon bemerkten, sind die Gruppen nicht scharf getrennt. Eine im allgemeinen, keineswegs aber in allen Fällen gültige Uebersicht kann man in folgender Weise gewinnen:

I. Blätter nicht gefaltet.
  a) Unterschlächtig oder quer inseriert, nie mit haarartigen Zipfeln. Gynöcien meistens terminal am Hauptstengel . . . . *Epigonantheae*[1])
  b) Oft oberschlächtig, 2—6-teilig, die Gynöcien fast stets auf Ventralsprossen . . . . . *Trigonantheae*
  c) Blätter meistens mit haarfeinen Zipfeln, in gewissen Fällen gefaltet, mit einem kleinen sackähnlichen Unterlappen oder Lobulus, die Gynöcien akrogen oder kladogen, nie aber auf Ventralsprossen . . . . . *Ptilidioideae*

II. Blätter gefaltet, zweilappig.
  A. Amphigastrien meistens fehlend, nur bei gewissen *Scapanoideen* vorkommend; in diesem Falle ist das Gynoecium akrogen und enthält viele Archegonien.
    a) Oberlappen kleiner als der Unterlappen *Scapanioideae*
    b) Unterlappen (Lobulus) kleiner als der Oberlappen,
      1. Lobulus nicht sackartig . . . . . *Raduleae*
      2. Lobulus sackartig, oft mit kompliziertem Klappenapparat an der engen Mündung . . . . *Physotieae*
  B. Amphigastrien vorhanden.
    a) Unterlappen flach oder mit eingerolltem Rande . . . . *Madotheceae*
    b) Unterlappen sackartig . . . . *Jubuloideae*[2])

---

1) Diese sind bisweilen von Gruppe II schwer zu unterscheiden, weil bei einigen Arten „rinnig hohle" Blätter vorkommen, welche gefalteten Blättern ähnlich sehen.

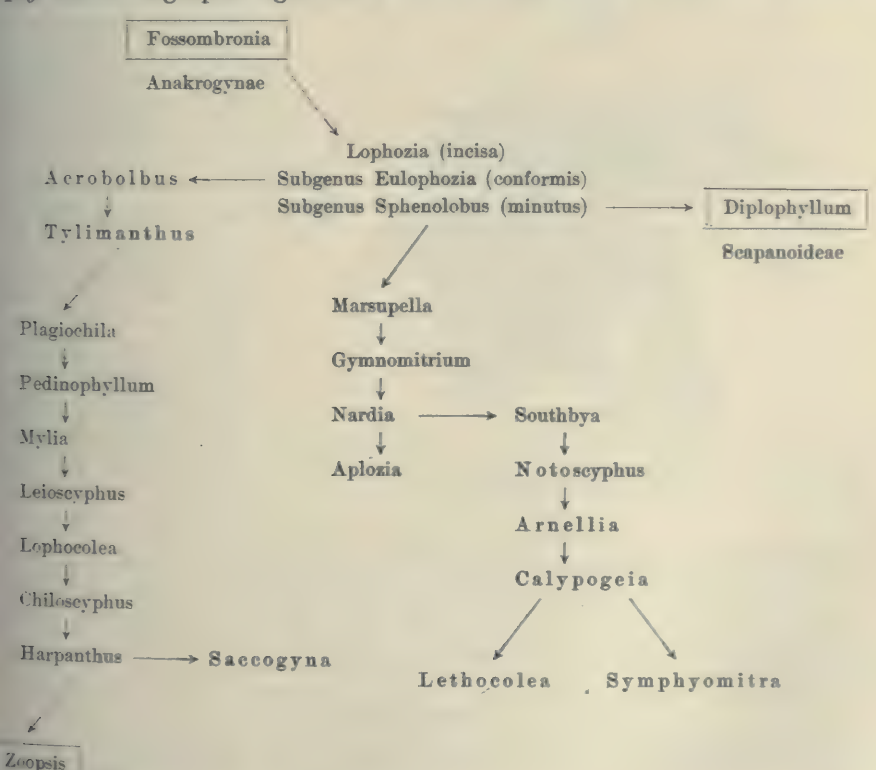
2) Bei den Jubuloideen fehlen bisweilen die Amphigastrien, die Gruppe ist aber gut begrenzt durch den Umstand, daß im Gynoecium meistens nur ein einziges, jedenfalls aber nur wenige Archegonien vorhanden sind.

Fangen wir nun unsere Betrachtungen mit der Gruppe der

Epigonantheae

an. Sie umfaßt große bis mittelgroße, nur selten kleine Pflänzchen mit kriechenden, wurzelnden oder aufsteigenden Stämmchen. Die Verzweigung ist unregelmäßig oder dichotom, sehr selten fiederig. Die Zweige stehen fast stets lateral; die Blätter sind unterschlächtig oder quer inseriert, nur bei *Prasanthus* fast oberschlächtig, ganz oder gespalten, aber nie mit haarartigen Zipfeln, meistens mehr oder weniger tief zweispaltig. Amphigastrien fehlen oder sie sind klein, sehr selten besser entwickelt. Die Gynöcien stehen am Ende des Hauptstengels (akrogen), nur selten am Ende von Seitenzweigen (cladogen). In den Fällen, in denen ein Perianth vorhanden ist, ist dieses seitlich zusammengedrückt bis flach oder zylindrisch und faltig; bei einigen 3-kantig, in diesem Falle liegt der dritte Kiel stets dorsal. Einige Genera sind beuteltragend. Die Kapsel ist eiförmig oder zylindrisch und springt mit 4 bis zur Basis reichenden Klappen auf. Die Elateren fallen ab, sind beiderseits zugespitzt und besitzen normal 2 Spiralen. Die Andröcien stehen nur selten auf besonderen Zweigen, sie enthalten 1—10 Antheridien. Am besten wird wohl die Gruppe mittels *Lophozia* an *Fossombronia* angeschlossen.

Folgende Uebersicht der *Epigonantheae* mag die Beziehungen der Genera unter sich und zu verwandten Gruppen zeigen. Die nicht zu den *Epigonantheae* gehörigen Genera sind eingerahmt, die beuteltragenden *Epigonantheae* gesperrt gedruckt.



Das Genus

Lophozia

ist ein Teil des alten Genus *Jungermannia*; die Blätter sind mehr oder weniger „rinnig hohl" oder gefaltet, wohl am wenigsten bei *Lophozia incisa*, welche in ihrer Blattform am meisten an *Fossombria* erinnert und wohl am besten an dieses Genus angeschlossen wird. Hingegen sind die Blätter beim Subgenus *Sphenolobus* schon fast zweilappig, wodurch der Anschluß an die *Scapanioideen* erreicht wird, von denen das Genus *Diplophyllum* sicher *Sphenolobus* am nächsten steht.

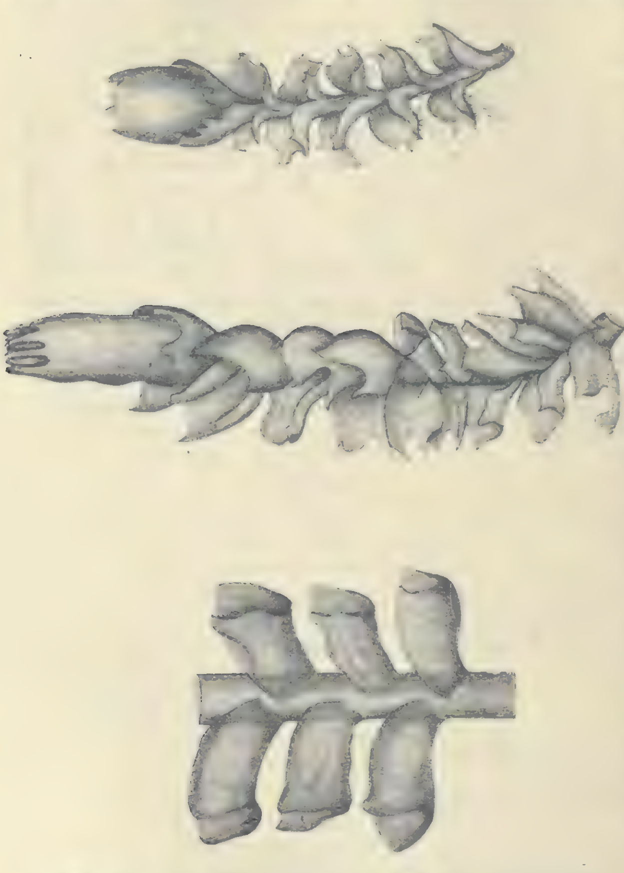


Fig. 101. Von oben nach unten: I. Lophozia incisa, nach PABST. II. Eulophozia conformis, nach GOTTSCHE. III. Sphenolobus minutus, nach K. MÜLLER.

Das Subgenus *Eulophozia*, von welchem *L. incisa* der niedrigste Repräsentant ist, nähert sich in Formen wie *L. conformis* dem Subgenus *Sphenolobus*.

Das Genus *Lophozia* enthält etwa 60 Arten, welche zumal in der nördlichen und gemäßigten Zone der ganzen Erde vorkommen; sie wachsen meistens auf feuchtem Boden, an Steinen und Felsen, selten an faulenden Baumstämmen oder an Moosen.

Die Stengel kriechen oder steigen auf, wurzeln und verzweigen sich lateral; da sie aber in der Nähe der Spitze angelegt werden und sich ebenso stark wie der Hauptstengel entwickeln, ist das Resultat ein scheinbar dichotomes Verzweigungssystem. Die Blätter sind nie völlig ganz, sondern stets mehr oder weniger gespalten; Amphigastrien fehlen oder sind klein.

Vom Genus *Lophozia* gehen zwei Seitenzweige aus; der eine, mit dem Genus *Acrobolbus* anfangend, beginnt mit beuteltragenden Arten, der andere mit nicht beuteltragenden. Fangen wir mit letzteren an.

Das Genus

Marsupella

schließt sich mit seinen fast zweilappigen, sogenannten rinnig hohlen Blättern unmittelbar an das Subgenus *Sphenolobus* von *Lophozia* an.

Die hierher gehörigen Arten sind dunkel gefärbt, ja sehen öfters mehr oder weniger verbrannt aus und wachsen in Rasen. Es sind 24 Arten bekannt, von denen 20 in Europa, zumal im nördlichen Teile, vorkommen; die in Fig. 102, I abgebildete *Marsupella ustulata* ist eine seltene Bergpflanze. Während bei letzterer ein von den übrigen Blättern abweichendes Perianth vorhanden ist, verdankt das Genus

Gymnomitrium

seinen Namen dem Fehlen eines solchen. Die Blätter sind hier zweizeilig und quer inseriert (Fig. 102, II), kahnförmig und dem Stengel fest angedrückt. Da die Blätter nach der Spitze des Stengels hin an Größe zunehmen, sind die Zweige keulenförmig. Amphigastrien und Perianthium fehlen. Die Pflanzen sind meistens graugrün bis silbergrau, der Rand der Blätter ist vielfach hyalin.

Es sind Gebirgslebermoose, welche auf Felsen oder in den Polargegenden auch wohl am Boden vorkommen; die meisten Arten sind arktische und subarktische; von den 18 bekannten kommen 9 auf Europa; das abgebildete *G. concinnatum* (Lightf.) Corda ist über die ganze arktische und gemäßigte nördliche Zone bis an den Himalaja verbreitet und sogar im antarktischen Südamerika vorhanden.



Fig. 102. Von oben nach unten: I. Marsupella ustulata Spr., nach Schiffner. II. Gymnomitrium concinnatum (Lightf.) Corda, nach Hooker. III. Nardia hyalina (Hook.) S. O. Lindb., nach Schiffner. IV. Aplozia pumila.

Während sowohl *Marsupella* wie *Gymnomitrium* quer inserierte Blätter besitzen, hat

Nardia

schief inserierte, alternierende Blätter. Diese sind ganz abgerundet, selten ausgerandet, unterschlächtig, und es sind Amphigastrien vorhanden oder sie fehlen. Ein Perianth ist stets vorhanden. Zu diesem Genus gehören nicht weniger als 44 Arten, von ihnen 9 in Europa. Sie leben meistens auf feuchtem Boden. Die abgebildete *N. hyalina* (Fig. 102, III) ist eine

gewöhnliche europäische Art, welche zum Subgenus *Eucalyx* gehört, das habituell große Uebereinstimmung mit

Aplozia

zeigt (Fig. 102, III). Die Gattung umfaßt ungefähr 20 über die ganze Erde verbreitete Arten, von denen 10 in Europa vorkommen. Die meisten bewohnen feuchten Boden, einige Steine oder Felsen, ja es gibt darunter sogar aquatische Formen. Auch dieses Genus bildet einen Teil der früheren Gattung *Jungermannia*, und es scheint mir zweifelhaft, ob es hier wohl seine richtige Stellung hat und ob es nicht besser wäre, es an *Lophozia* anzuschließen, von welcher Gattung es aber durch die nicht gespaltenen Blätter abweicht. Amphigastrien sind nicht oder nur in sehr reduziertem Zustande vorhanden.



Fig. 103. Von links nach rechts: I. Notoscyphus suecicus, nach MÜLLER. Stück einer Pflanze mit Wurzelsproß. II. Stengelstück von Soutbya hyalina, nach LA COUTURE. III. Ebenso von Arnellia fennica, nach GOTTSCHE in RABENHORSTS Exsiccatae.

An das Genus *Nardia* dieser Reihe schließt SCHIFFNER als Nebenreihe eine Serie von meistens beuteltragenden Formen an, welche wir jetzt kennen lernen wollen. Die erste Gattung dieser Reihe ist

Southbya,

welche nach SCHIFFNER mittels *Southbya nigrella* SPRUCE mit *Nardia* in Verbindung steht. Die Blätter stehen etwas schief inseriert (Fig. 103, II), aber doch viel mehr einander gegenüber als die alternierenden Blätter von *Nardia*; dorsal sind sie öfters paarig miteinander verbunden, unterschlächtig; die Gynöcien sind normal gestellt. Es sind 3 oder 4 Arten in Süd- und Westeuropa auf nassem Kalkgestein bekannt.

Zum verwandten Genus

Notoscyphus

gehört der auch wohl *Prasanthus suecicus* genannte *Notoscyphus suecicus* aus Schweden, Sibirien und den Alpen, während die anderen 5 hierher



Fig. 104. Habitusbild einer Pflanze von Calypogeia ericetorum mit fertilem, wurzelähnlichem Sproß, an dessen Ende man das befruchtete Archegon durchschimmern sieht (nach GÖBEL).

gehörigen Arten in den Tropen und auf der südlichen Halbkugel vorkommen. Ueber ihr Vorkommen sagt MÜLLER, 1906, S. 123: „Gegen zu rasche Austrocknung sind manche Lebermoose mit speziellen Vorrichtungen ausgerüstet, so z. B. die im Hochgebirge an sonnigen und windigen Stellen wachsenden *Gymnomitrium*- und *Marsupella*-Arten, hauptsächlich aber der in unserer Fig. 103, I abgebildete *N. suecicus*. Diese Pflanzen wachsen alle in dichten Polstern und entsenden in die Erde zahlreiche lange Wurzelsprosse (Stolonen), welche mit Rhizoiden gewöhnlich dicht bewachsen sind und Nahrung verhältnismäßig tief aus dem Erdreich aufnehmen können. Zudem sind die dichten Rasen vermöge der vielen kleinen Lufträume zwischen den Stengeln und Blättern schlechte Wärmeleiter und schützen dadurch auch bei starkem

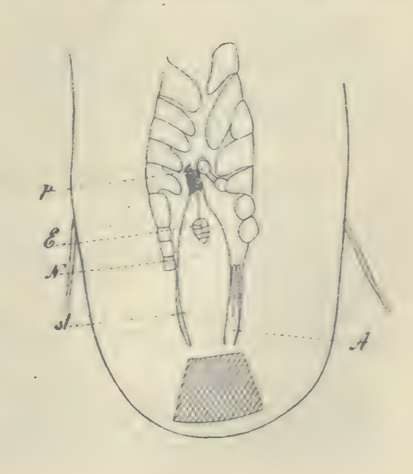


Fig. 105. Calypogeia ericetorum (nach GÖBEL). Längsschnitt durch einen Beutel, halbschematisch. p Schleimpapille. E Embryo. N Nährgewebe des Archegoniumstiels (st). A Unbefruchtetes Archegon; schraffiert ist die Zone, von der das Wachstum des Sackes hauptsächlich ausgeht.

Sonnenschein die darunter liegenden Wurzelsprosse und Rhizoide vor Austrocknung.“

Unsere Art unterscheidet sich von *Nardia* durch das Fehlen eines Perianths und durch den Umstand, daß das Gynoecium sich unten knollig verdickt und Wurzeln treibt. Dadurch bildet es einen Uebergang zu dem beuteltragenden Genus

Arnellia,

wovon nur eine Art: *A. fennica*, auf Kalkfelsen in Skandinavien, Sibirien. Kanada und den penninischen Alpen in Italien bekannt ist. Das sterile Pflänzchen bietet nichts Besonderes; es hat unterschlächtige Blätter (Fig. 103, III), aber der Gynoeciumzweig entwickelt sich später zu einem hohlen Sack oder Beutel, welcher in den Grund eindringt, und auf dessen Boden die Kapsel steht in derselben Weise, wie wir dies jetzt beim hier anzuschließenden Genus

Calypogeia

kennen lernen werden.

Zu diesem Genus bringt Schiffner auch noch *Lethocolea* Mitt., welche wir aber, nach Göbels Beispiel, davon trennen.

Zur Gattung *Calypogeia*, bei deren Arten die Blätter sich gegenüberstehen und dorsal paarig verwachsen sind (Fig. 107, II), gehören 9 Arten aus Europa, dem tropischen Amerika und vom Kap der guten Hoffnung. Davon wachsen zwei in Europa, nämlich *C. ericetorum* und *C. flagellifera*. die in Fig. 107, II abgebildete *C. Liebmanniana* hingegen ist tropisch amerikanisch.

Göbel untersuchte näher die europäische *C. ericetorum* (Fig. 104 und 105). Die Archegonien stehen hier, wie Gottsche und Hofmeister nachwiesen, auf der aufwärts gekrümmten Spitze eines kurzen Ventralsprosses, der von einigen Hüllblättern umgeben ist. Der Vegetationspunkt dieses Sprosses wird bei der Bildung von Archegonien verbraucht; es entsteht aber um die Archegonien herum, infolge einer Wucherung des Gewebes, auf dem diese eingepflanzt sind, also des Gynoeciumbodens, ein Ringwall, etwa in derselben Weise, wie bei einem unterständigen Fruchtknoten. Dadurch entsteht der Beutel, welcher nun in den Boden eindringt und Wurzelhaare bildet. Schematisch läßt sich dies in nebenstehender Weise darstellen (Fig. 106).

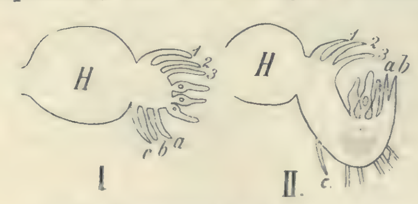


Fig. 106. Schema für die Entwickelung des Beutels von Calypogeia trichomanis, nach Göbel. H Hauptsproß, an welchem der weibliche Kurztrieb sitzt (in mehr ventraler Stellung, als dies in der Figur gezeichnet ist).

Von *Calypogeia* weicht das Genus

Lethocolea

dadurch ab, daß die Blätter alternieren und dorsal nicht verwachsen sind (Fig. 107, I).

Hierher gehören 3 Arten, nämlich eine aus dem tropischen Amerika und zwei aus Australien. Eine von letzteren, nämlich

L. Drummondi,

wurde vor kurzem (Flora, 1906) von Göbel untersucht und beschrieben. Die Art wurde von ihm in Australien an dem Swan River bei Perth recht

häufig gefunden. Die Stämmchen kriechen meistens in ziemlich dichten Rasen auf humushaltigem, moorigem Boden, in welchem sie durch zahlreiche Rhizoide befestigt sind. Die Stämmchen sind meistens gebogen, d. h. sie erheben sich über den Boden, kriechen dann eine Strecke

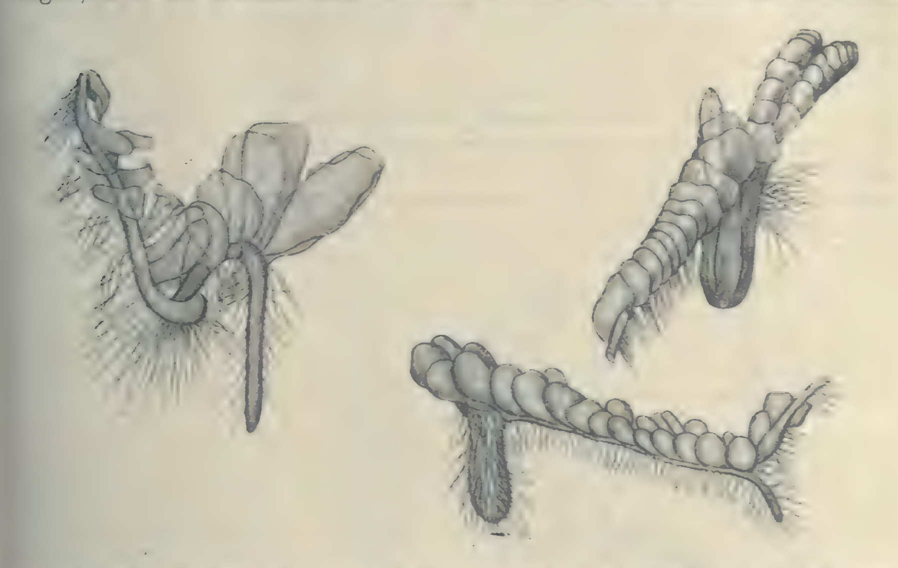


Fig. 107. I. (links) Lethocolea Drummondi, nach GÖBEL. II. (rechts oben) Calypogeia Liebmanniana, nach GOTTSCHE. III. (rechts unten) Symphyomitra Bustillosii, nach GÖBEL.

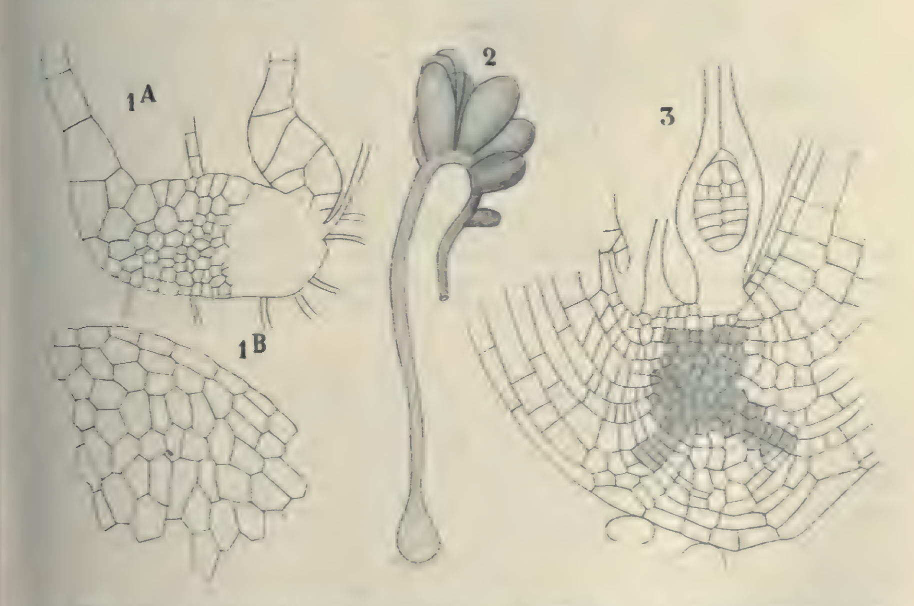


Fig. 108. Lethocolea Drummondi, nach GÖBEL. 1 A Querschnitt durch den abgeflachten Stengel, oben 2 Blätter. 1 B Teil des Stengelgewebes der Unterseite, stärker vergrößert. 2 In den Boden eingedrungener, infolge der Anwesenheit eines älteren Embryos angeschwollener Beutel. 3 Längsschnitt durch den Boden eines jungen Beutels.

und bilden endlich an der Spitze einen in den Boden eindringenden langen Beutel, wenigstens wenn ein Archegonium befruchtet worden ist. Ist dies nicht der Fall, so bildet die Spitze während der Trockenzeit eine knollige Verdickung, welche allein schließlich am Leben bleibt und, wenn der Regen kommt, einen neuen Sproß bildet. Meistens sind die *Lethocolea*-Pflänzchen unverzweigt, bisweilen aber findet man solche mit 1 oder 2 Nebensprossen.

Die Pflänzchen sind stark dorsiventral, wie aus dem abgeflachten Stengel (Fig. 108, 1 A) hervorgeht; die an der Oberseite des Stengels gelegenen Zellen sind viel größer als die an der Unterseite. Die Marsupien sind etwa 1 cm lang und 0,3–0,5 mm dick, mit zahlreichen Rhizoiden bedeckt und am Ende, wenigstens wenn ein älterer Embryo darin ist, angeschwollen (Fig. 108, 2).

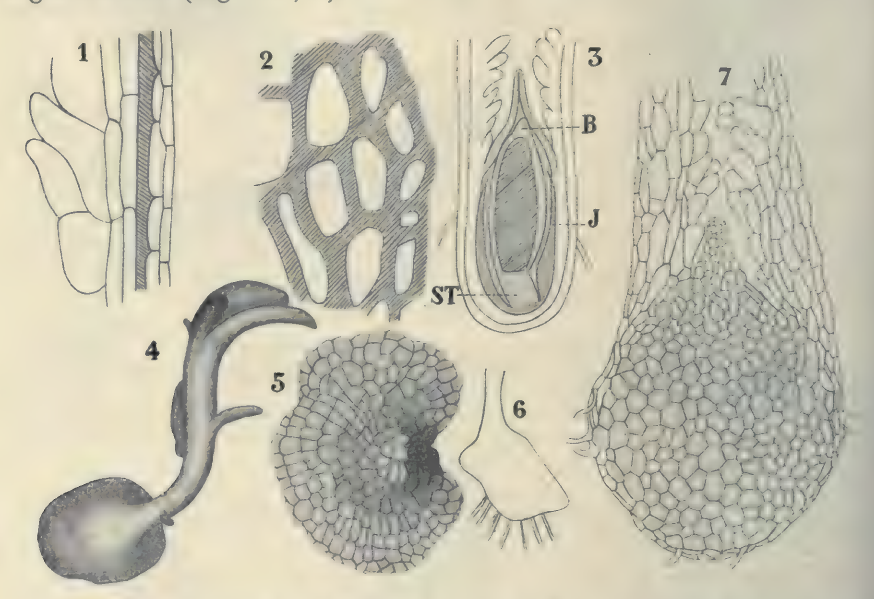


Fig. 109. Lethocolea Drummondi, nach GÖBEL. 1 Längsschnitt durch einen Teil der Beutelwand. 2 Tangentialschnitt durch denselben. 3 Längsschnitt durch den unteren Teil des Beutels. J Haustorialkragen. St Stiel des Sporogons. B Zugespitztes Ende des Sporogons. 4 Keimscheibe mit jungem, daraus entspringenden Pflänzchen. 5 Keimscheibe. 6 Längsschnitt durch die Basis einer Keimpflanze. 7 Längsschnitt eines zu einem Knöllchen umgebildeten Beutels.

Auch hier entsteht der Beutel infolge der Wucherung eines kleinzelligen, plasmareichen Meristems, welches unter der Archegoniumgruppe liegt (Fig. 108, 3). So wie bei *Calypogeia* sind an der Innenseite des Beutels schleimbildende Haare vorhanden. In der Beutelwand, welche 5–8 Zellschichten dick ist, entstehen starke Zellwandverdickungen (Fig. 109, 1), und zwar verdicken sich die inneren Zellwände der 4. Zellschicht von innen gerechnet; sie werden dadurch braun und verursachen so die bräunliche Farbe der reifen Beutel.

Diese Wandverdickungen treten aber nicht in allen Zellen der betreffenden Schicht auf; es entsteht also kein Zylinder von verdicktem Material, sondern ein Netzwerk (Fig. 109, 2). Eine solche Sklerose ist sonst bei keinem Lebermoose bekannt.

Der Embryo der 2x-Generation bildet einen sehr eigentümlichen, Haustorium-artigen Fuß (Fig. 109, 3 J), welcher die Basis des Sporogons kragenartig umgibt und deswegen Haustorialkragen[1]) genannt wird; er saugt die Beutelwand aus und führt dem Embryo, der natürlich noch innerhalb der Calyptra liegt, die nötige Nahrung zu.

Sehr eigentümlich ist weiter die sogenannte Bohrspitze der Kapsel, so genannt, weil dadurch das Aufwärtsgleiten der von der Streckung der Seta emporgehobenen Kapsel gefördert wird. Während nämlich bei den meisten Lebermoossporogonen der Kapselscheitel leicht gewölbt oder flach ist, ist er hier durch örtliche Zellvermehrung ziemlich scharf zugespitzt.

Die Keimpflänzchen, wenigstens die Gebilde, welche Göbel, da er nie Brutknospen fand, wohl dafür halten mußte, sind sehr eigentümlich (Fig. 109, 4, 5). Die Pflänzchen entspringen einem linsenförmigen Fußteile, welchen man auf den ersten Blick für eine Brutknospe halten würde. Wahrscheinlich ist er aber eine Keimscheibe, an welcher die Pflänzchen endogen entstehen. Letztere zeigen noch Andeutungen von Amphigastrien, während von solchen bei den erwachsenen Pflanzen nichts zu sehen ist. Die Keimscheibenbildung ist wohl eine Anpassung an die Trockenheit.

Nicht allen Beuteln gelingt es, einen Embryo zu bilden; diejenigen, welchen dies nicht glückt, bilden oft ihre Spitze zu einem Knöllchen um (Fig. 109, 7), welches vermutlich neue Pflänzchen bilden kann; Reservesubstanz ist wenigstens in großer Menge, hauptsächlich als Fett, vorhanden.

Von *Lethocolea* unterscheidet sich

Symphyomitra (Fig. 107, III),

welche übrigens habituell vielen *Lethocolea*-Arten ähnlich sieht, hauptsächlich dadurch, daß bei ihr die Calyptra über drei Viertel ihrer Länge mit der Innenwand des Beutels verwachsen ist. Uebrigens ist der Beutel, so wie bei *Lethocolea*, terminal.

Es sind von diesem Genus 3 Arten bekannt, 2 aus den Anden bei Quito und eine von der Insel Tristan da Cunha. Die in Fig. 107, III abgebildete *S. Bustillosii* (Mont) Mitt. wächst in den Anden.

Während die soeben behandelte, von *Lophozia* und zwar von dessen Subgenus *Sphenolobus* ausgehende Reihe nicht mit beuteltragenden Formen anfing, beginnt die andere, ebenfalls an *Lophozia*, aber an das Subgenus *Eulophozia* anschließende Reihe mit beuteltragenden Formen und zwar mit

Acrobolbus (Fig. 110, I).

Diese Gattung ist durch die zweilappigen, unterschlächtigen Blätter und durch die kleinen oder fehlenden Amphigastrien charakterisiert; auch fehlt ein Perianth, hingegen ist ein terminaler wurzelnder Beutel vorhanden. Eine Anzahl von Arten ist aus verschiedenen Weltteilen bekannt; die meisten stammen aus Australien, eine aber aus Irland. Der abgebildete *A. unguiculatus* wächst in Australien. Göbel untersuchte von ihm im Nationalpark bei Sydney gesammeltes Material. Seiner Beschreibung (Flora, 1906) mag folgendes entliehen werden. Der Fundort

---

1) Früher, als man meinte, hier mit einer Art Involucrum zu tun zu haben, Involucellum genannt.

ist, nebenbei bemerkt, interessant, weil bis dahin diese Art noch nicht auf dem australischen Festlande, sondern nur noch in Neuseeland gefunden worden war. Kleine Amphigastrien, welche Schleimpapillen tragen, sind bei dieser Art vorhanden (Fig. 111, 2).

Die Beutel sind riesig groß (Fig. 111, 3—7); GÖBEL fand solche, welche $2^1/_2$ cm lang waren; sie sind ursprünglich von zylindrischer Gestalt und dringen in den Boden ein. Später schwellen sie an der Spitze keulenförmig an infolge des Wachstums des Embryo der 2x-Generation (Fig. 111, 3). So wie bei *Calypogeia* ist die Innenwand des Beutels mit schleimbildenden Papillen versehen (Fig. 111, 5), und so wie bei *Lethocolea* finden wir am Ende des Sporogons eine Bohrspitze (Fig. 111, 4), während ein stark entwickelter Fuß mit Haustorialkragen (schraffiert in Fig. 111, 4) vorhanden ist. Die Außenzellen des Haustoriums sind scharf von den Beutelzellen getrennt mittels einer anscheinend sehr dicken, gelblichen Wand, welche aber in der Tat aus den Membranen von ausgesogenen und zusammengepreßten Beutelwandzellen besteht.



Fig. 110. I. (oben) Acrobolbus unguiculatus. II. (unten) Tylimanthus saccatus, beide nach GÖBEL.

Auch die Beutel selber besitzen ein Bohrorgan (Fig. 111, 5), welches in hohem Grade an die Calyptra einer Wurzel erinnert. Aelteren Beuteln fehlt diese Haube. Auch hier tritt, wenn auch in weit geringerem Grade als bei *Lethocolea*, Sklerose in gewissen Zellen der alten Beutelwand ein (Fig. 111, 6). Bisweilen entspringen dem Beutel Adventivsprosse (Fig. 111, 7).

An *Acrobolbus* schließt SCHIFFNER hier

Tylimanthus (Fig. 110, II)

an, von welchem Genus ich hier *T. saccatus* (TAYL.) MITTLE = *Gymnanthe saccata* TAYLOR behandeln will.

Fast alle *Tylimanthus*-Arten kommen auf der südlichen Halbkugel vor, die hier zu besprechende in Australien, wo GÖBEL in Neuseeland Material sammelte und untersuchte.

Viele *Tylimanthus*-Arten, z. B. *T. tenellus*, haben den Habitus einer *Plagiochila*; während SCHIFFNER angibt, daß Amphigastrien fehlen, konnte GÖBEL sie bei *T. saccatus* nachweisen (Fig. 112, 1—3).

Sie sind hauptsächlich die Träger der Schleimpapillen (Fig. 112, 3). Der Beutel von *Tylimanthus* ist sehr auffallend; er kann bis 1,5 cm lang und bis 2,5 mm dick werden. Die Pflänzchen wachsen an feuchten, schattenreichen Stellen, schief aufsteigend, und sind mit stark entwickelten Rhizomen versehen, welche rudimentäre Blätter tragen. Die unterirdischen Seitenzweige kriechen zunächst im Boden umher, wachsen dann aufwärts und bilden größere Blätter; inzwischen hat sich die Stammknospe schief nach unten gekrümmt.

Die oberirdischen Sprossen haben begrenztes Wachstum; bisweilen bilden sie ebenfalls über dem Boden bleibende Seitenzweige, zumal als kurz bleibende Innovationen unter dem terminalen Gynoecium, wenn dieses unbefruchtet geblieben ist.

Die Amphigastrien sind ganz mit Schleimpapillen bedeckt (Fig. 112, 3), in einiger Entfernung vom Vegetationspunkt werden die Schleimpapillen braun und die Amphigastrien sterben ab. Daß sie vollkommen normal angelegt werden, zeigt ein Querschnitt durch den Vegetationspunkt (Fig. 112, 3).

Die Geschlechtsorgane sind diöcisch verteilt. Die Andröcien gleichen denen des verwandten Genus *Plagiochila* darin, daß sie vegetativ weiterwachsen und daß ein Teil des Oberlappens bauchig aufgeblasen ist und die

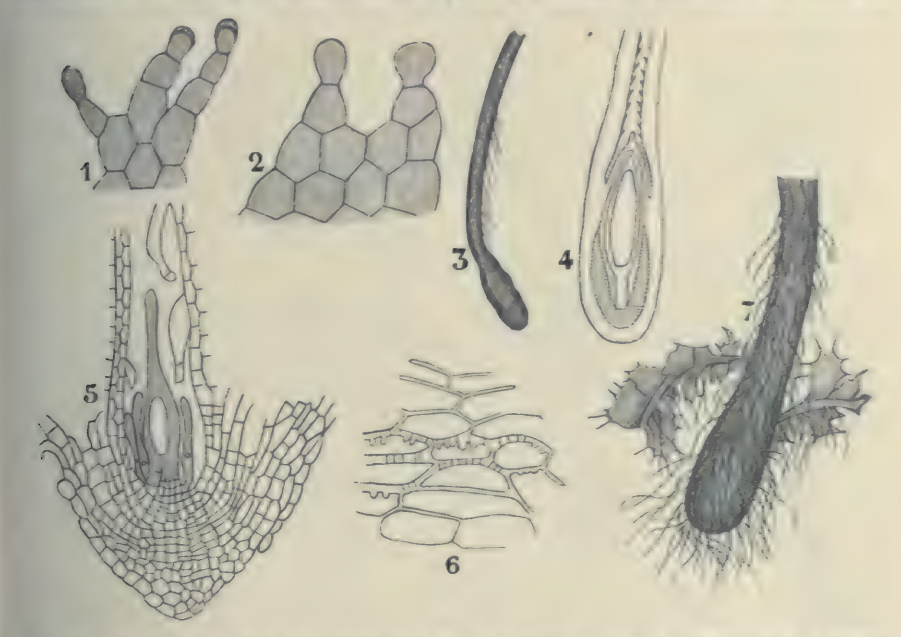


Fig. 111. Acrobolbus unguiculatus, nach GÖBEL. 1—2 Amphigastrien. 3 Beutelspitze. 4 Längsschnitt durch diese. 5 Längsschnitt durch die Beutelspitze vor der Befruchtung, die wurzelhaubenähnliche Bohrspitze des Beutels zeigend. 6 Sklerotische Zellen in der Beutelwandung. 7 Beutel mit Adventivsprossen.

zugehörige Antheridiengruppe umhüllt. Ein Querschnitt (Fig. 112, 5) zeigt die dadurch verursachte Dorsiventralität des Androeciums besonders klar; die Antheridien (etwa 12 in jeder Blattachsel) stehen nur in den dorsalen Hälften der Blattachseln, und also auf der Oberseite des Stämmchens.

Das gilt nun mehr oder weniger für alle Lebermoose, ist hier aber besonders auffallend.

Was nun die Beutelbildung betrifft, so ist diese bei *Tylimanthus* von einem ganz anderen Typus als bei *Calypogeia*. Da dies zur Zeit der Bearbeitung der Gruppe in ENGLER und PRANTL noch nicht bekannt war, findet man dort noch, daß bei *Tylimanthus* die Calyptra fast bis zur Spitze mit dem Fruchtsacke verwachsen ist, eine Behauptung, welche sich auf die Annahme gründet, daß alle Beutel in derselben Weise wie die von *Calypogeia* vom Anfang an hohl sind.

Das ist nun, wie GÖBEL nachwies, nicht der Fall: Die Gynöcien von *Tylimanthus* sind schon mit unbewaffnetem Auge sichtbar. Es entsteht nämlich an der Spitze des Stämmchens eine Anschwellung, welche an der Unterseite als weißlicher Höcker sichtbar ist und auf deren Oberseite die Archegonien stehen (Fig. 112, 4, 6).

Das Gynoecium ist hier also vom Anfang an dorsiventral, da die Archegonien auf der Oberseite des Stämmchens stehen, während sie bei den übrigen foliosen Lebermoosen radiär sind. Es sind 30 und mehr Archegonien in jedem Stande vorhanden; das Gewebepolster, auf dem sie stehen, enthält keine festen, sondern nur gelöste Nährsubstanzen, u. a. Inulin.

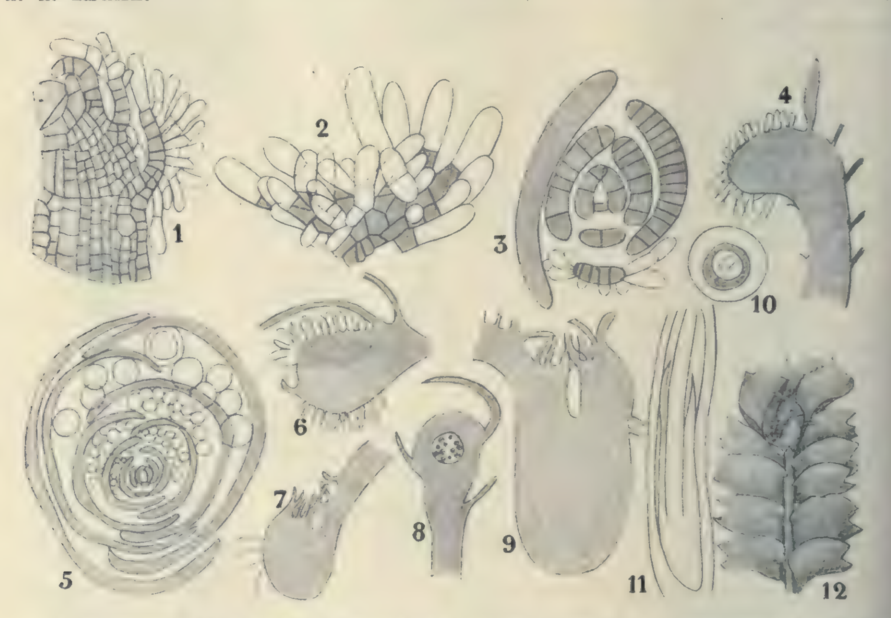


Fig. 112. Tylimanthus saccatus, nach GÖBEL. 1 Längsschnitt durch die Sproßspitze, die mit Schleimpapillen versehenen Amphigastrien zeigend. 2 Ein Amphigastrium abpräpariert, von der Fläche gesehen. 3 Querschnitt durch einen Vegetationspunkt, unten die Amphigastrien, seitlich die Blätter. 4—11 Entwickelungsstadien des Beutels. 5 Querschnitt durch ein Androecium. 12 Tylimanthus tenellus.

An der Unterseite dieses Gewebes bilden sich frühzeitig Rhizoide (Fig. 112, 4, 6), welche aber dickwandiger und kürzer als die gewöhnlichen sind; sie dringen auch nicht in den Boden ein, was übrigens auch der Beutel nicht tut, der sich nur zwischen anderen Moosen versteckt. Der alte Name *Geocalyceae*[1]) paßt also nicht auf diesen Fall, richtiger ist es, mit GÖBEL von den *Marsupiferen* zu reden. Die Archegonien kommen nun bald in eine seichte Vertiefung zu liegen (Fig. 112, 7 im Längs-, 8 im Querschnitt), und das Gewebepolster wächst zu dem zunächst noch soliden Beutel nach unten aus (Fig. 112, 7, 9).

Während also bei *Calypogeia* der Beutel ein emporwachsender Ringwall ist, ist er hier eine solide Gewebewucherung an der Unterseite des

1) Früher verwendete man diesen Ausdruck in systematischem Sinne; jetzt weiß man schon lange, daß die Beutelträger keine systematische, sondern nur eine biologische Gruppe bilden.

Archegonienstandes. Später aber wird er auch hier hohl (Fig. 112, 9, 10 [Querschnitt], 11), jedoch ausschließlich infolge der Wirkung des Embryo der 2x-Generation, welcher in diese Gewebewucherung eindringt und dabei deren innere Teile auflöst.

Auch hier wird ein früher als Involucellum beschriebener Haustorialkragen gebildet (Fig. 112, 11). Da die Calyptra hier vom Anfang an auf dem Beutel steht, kann von einem Verwachsen der Calyptra mit der Beutelwand nicht die Rede sein. Man hielt früher dasjenige, was wir jetzt als die ganze Calyptra erkennen, nur für deren freies oberes Ende und meinte, daß das untere Ende mit der Beutelwand verwachsen sei. Auch das Gynoecium kann, wenn keine Befruchtung eintritt, wie die Fig. 112, 12 von *Tylimanthus tenellus* zeigt, vegetativ weiter wachsen, natürlich nicht mit dem ursprünglichen Vegetationspunkt (das ist bei einer *Akrogyne* ausgeschlossen), sondern durch Bildung eines endogen angelegten Seitenzweiges in dessen Nähe.

Wir wir schon bemerkten, ist die Gattung

Plagiochila

mit *Tylimanthus* nahe verwandt. Es ist ein riesengroßes Genus, welches viele Hunderte von Arten umfaßt.

Es sind fast stets große Pflänzchen, ja es gibt darunter Arten, welche 30 cm hoch werden, z. B. die schöne, einer *Selaginella* ähnliche *Plagiochila gigantea* Neuseelands. Gewisse Arten haben bis 1 cm lange Blätter und zeigen ein bei Lebermoosen sehr seltenes Vorkommnis, die Andeutung einer Mittelrippe. Die Blätter sind unterschlächtig, alternierend, nur bei wenigen Arten sich gegenüberstehend. Sie sind meistens, zumal am Vorderrande, gezähnt oder gesägt. Amphigastrien fehlen oder sind klein.

Die Gynöcien stehen akrogen am Hauptstengel oder an Zweigen; im ersteren Falle entstehen 1 oder 2 Innovationen dicht darunter, und infolgedessen sind die Gynöcien anscheinend lateral. Es sind 1—4 Paare von Involucralblättern vorhanden, die größer und gröber gezähnt als gewöhnliche Blätter sind. Ein seitlich zusammengedrücktes, dorsal und bisweilen auch ventral geflügeltes Perianth ist vorhanden, mit breitem, oft zweilappigem, gezähntem oder gefranstem Munde.

Die Kapsel springt bis zur Basis mittels 4 Klappen auf und hat eine aus 3—8 Schichten bestehende Wand. Der Stiel ist, außer bei der Gruppe der *Longisetae*, wozu *P. gigantea* gehört, kurz.

Die Andröcien sind ährenförmig und stehen terminal oder in der Mitte der Zweige (Fig. 113, II), die Hüllblätter tragen jedes 1—10 Antheridien in der Achsel des ausgehöhlten Oberlappens.

Die Pflanzen sind diöcisch.

Das Genus

Pedinophyllum

unterscheidet sich von *Plagiochila* dadurch, daß die Pflanzen hermaphrodit sind, der Stengel nicht aus rhizomartiger Basis aufsteigt, sondern kriecht und wurzelt, die Blätter nicht ablaufen und ganzrandig sind und stets Amphigastrien tragen. Das Gynoecium steht ferner nie am Ende des Hauptstengels, sondern stets an dem von Seitenzweigen, also kladogen. Auch sind die Hüllblätter nicht ausgehöhlt, sondern besitzen nur einen umgeschlagenen Oberlappen, welcher das einzige vorhandene Antheridium

bedeckt. Durch alle diese Eigenschaften nähert sich *Pedinophyllum* mehr *Chiloscyphus* und *Leioscyphus*; es enthält mit Sicherheit nur eine Art, nämlich *P. pyrenaicum* (SPR.) S. O. LINDB., welche durch ganz Europa und Nordamerika auf Kalkgestein vorkommt, doch gehören vermutlich noch irgend welche, bis jetzt zu *Plagiochila* oder *Chiloscyphus* gerechnete Arten hierher.

Die Gattung

Mylia (Fig. 114, I)

unterscheidet sich von *Plagiochila* durch den Umstand, daß sie stets Amphigastrien, und zwar ungeteilte, besitzt, und daß die Blätter ganzrandig und rund sind, während Rhizome nie vorkommen. Bisweilen sind



Fig. 113. Von links nach rechts: I. Stengel von Plagiochila Sandei DOZY, nach V. D. SANDE LACOSTE. II. Plagiochila asplenioides, Pflanze mit männlichen Aehren, nach K. MÜLLER. III. Pedinophyllum pyrenaicum (SPR.) S. O. LINDB., nach LINDBERG.

die Blätter zwar zugespitzt, das kommt dann aber daher, daß sie infolge von Brutkörnerbildung zerfressen sind. Von *Pedinophyllum* unterscheidet sich *Mylia* dadurch, daß die Andröcien fast stets terminal am Hauptstengel stehen. Die Blätter stehen alternierend. Es sind 3 Arten aus der kalten und gemäßigten nördlichen Zone bekannt geworden. *M. Taylori* (HOOK.) S. F. GRAY, aus Nordamerika, Europa und Nordasien bis an den Himalaja, bildet purpurbraune große Rasen an feuchten Felsen.

Sehr nahe mit *Mylia* verwandt ist das Genus

Leioscyphus (Fig. 114, II),

welches sich aber von letzterer durch die gegenständige Blattstellung und die ventral mit den Amphigastien verwachsenen Blätter unterscheidet. Auch sind die Amphigastrien hier gespalten, während sie bei *Mylia* un-

geteilt sind. Es sind 32 Arten aus den Bergen der Tropen und zumal aus den gemäßigten und kalten Zonen der südlichen Halbkugel bekannt. In der gemäßigten Zone der Nordhemisphäre fehlt das Genus.

Auch die Gattung

Lophocolea (Fig. 114, III)

mit ihren 150 Arten hat ihre Hauptentwickelung auf der südlichen Halbkugel, zählt aber etwa 7 Arten in Europa. Mit *Leioscyphus* hat sie die geteilten Amphigastrien gemein; auch sind die Oberblätter oft mit diesen verwachsen, doch sind die Blätter oft gefranst. So wie bei *Pedinophyllum* ist nur ein Antheridium unter jedem Deckblatte vorhanden.



Fig. 114. Von links nach rechts: I. Mylia Taylori. Stengelstück nach HUSNOT; die Amphigastrien abgefallen. II. Leioscyphus fragilifolius (TAYL.) SPR., nach GOTTSCHE. III. Lophocolea Liebmanniana GOTTSCHE, nach GOTTSCHE.

Das ist auch der Fall bei

Chiloscyphus (Fig. 115, I),

der in seinen vegetativen Organen ganz mit *Lophocolea* übereinstimmt, oft aber ungeteilte Blätter und Amphigastrien besitzt. Die Gynöcien stehen aber nicht, wie bei *Lophocolea*, terminal an der Hauptachse oder an gewöhnlichen Seitensprossen, sondern auf sehr verkürzten ventralen Zweigen. Auch diese Gattung hat ihre Hauptverbreitung auf der südlichen Halbkugel, nur wenige ihrer Arten kommen nördlich vom Aequator vor.

Das Genus

Harpanthus (Fig. 115, II)

hingegen ist wieder auf die nördliche Halbkugel beschränkt, der abgebildete *H. Flotowianus* kommt in Mooren vor. In ihren vegetativen

Organen stimmen die Pflanzen mit *Chiloscyphus* überein, doch kommen an demselben Stengel zwei Arten von Amphigastrien vor, geteilte und ungeteilte; beide verwachsen oft auf einer Seite mit der Basis der Oberblätter. Das Gynoecium steht so wie bei *Chiloscyphus* auf einem verkürzten kleinblättrigen Ventralsproß, das Sporogon ist in die fleischige Spitze

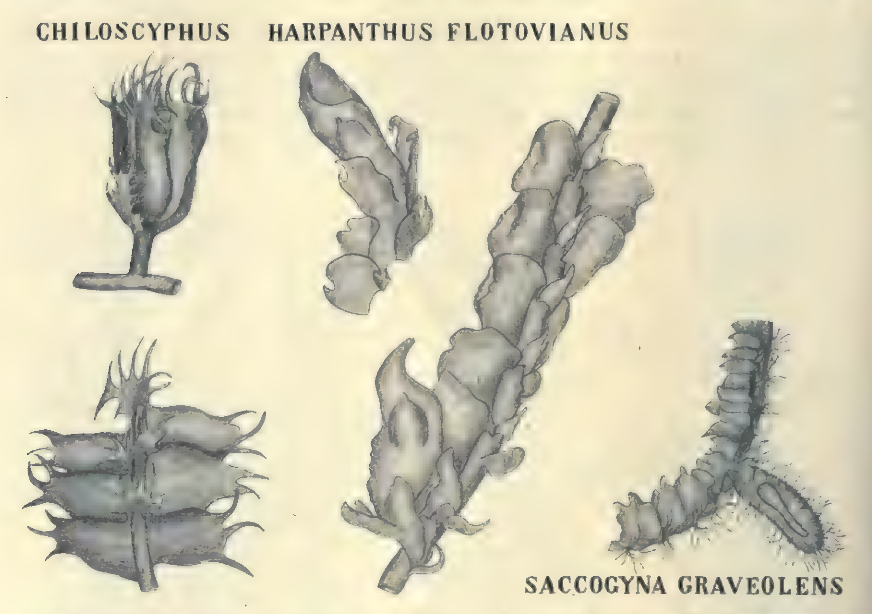


Fig. 115. I. Chiloscyphus combinatus N. ab E., nach GOTTSCHE; oben Gynoecium auf dem kurzen Fruchtaste, von dem die Blätter bis auf eins entfernt sind, unten Stengelstück von der Ventralseite. II. Harpanthus Flotowianus N. ab E., links oben Gynoecium auf dem kurzen Fruchtast, rechts unten Zweigstück von der Seite, unten mit einem kurzen Fruchtast mit Gynoecium, in welchem das Sporogon schon weit entwickelt ist, nach NEES v. ESENBECK. III. Saccogyne graveolens (SCHRAD.) S. O. LINDB., nach SCHIFFNER.

eingesenkt. Dadurch bildet dieses Genus den Uebergang zu der beuteltragenden Gattung

Saccogyne (Fig. 115, III),

welche kriechende, wurzelnde Stengel und unterschlächtige, meistens alternierende Blätter besitzt, die bei den Arten mit opponierten Blättern meistens dorsal paarig verwachsen sind. Die Amphigastrien sind meist zweiteilig und einer- oder beiderseits mit den Blattbasen verwachsen. Der Fruchtzweig steht ventral und hat sich zu einem fleischigen Beutel entwickelt. Es sind 6 Arten bekannt; die hier abgebildete *S. graveolens* ist europäisch.

Elfte Vorlesung.

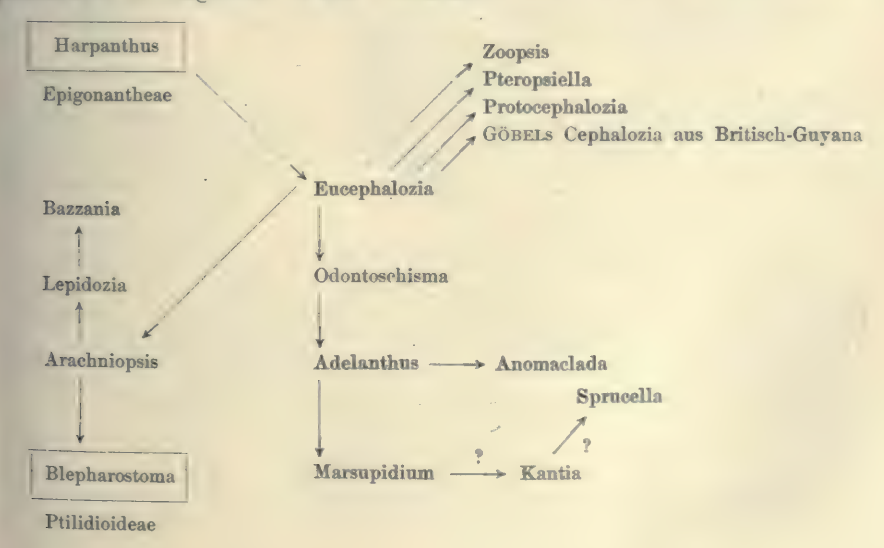
Die akrogynen Jungermanniales.

II. Die Trigonantheae

sind zumal durch den Besitz vielfach oberschlächtiger Blätter, durch die Insertion der Gynöcien auf Ventralsprossen (was aber, wie wir sahen, auch bei einigen *Epigonantheae* vorkommt) und durch die meistens dreikantigen Perianthien charakterisiert. Die Andröcien stehen oft auf kleinen ventralen Aesten.

Aus dieser Gruppe schließt SCHIFFNER das Genus *Cephalozia* an *Harpanthus* an, mit welchem das Subgenus *Eucephalozia* (bei SCHIFFNER als Genus betrachtet) große Uebereinstimmung zeigt. Es gehören nämlich zu *Cephalozia* eine Anzahl Subgenera (jetzt wohl besser als Genera zu betrachten), wie *Protocephalozia*, *Zoopsis*, *Pteropsiella* und eine von GÖBEL in Britisch-Guyana gesammelte *Cephalozia*. Diese sind alle als rudimentäre oder reduzierte Formen zu betrachten, und ich will sie deshalb als solche an das höchstentwickelte Genus *Eucephalozia* anschließen.

Wir können uns dann die Verwandtschaft in der Gruppe der *Trigonantheae* in folgender Weise vorstellen:



Fangen wir also mit dem Genus

Eucephalozia (Fig. 116, I)

an. Es umfaßt kleine bis mittelgroße, blaßgrüne bis bräunliche Pflänzchen mit einfachem oder gegabeltem Stengel, ventralen Aesten und bildet oft Flagellen.

Die Blätter sind schief inseriert, unterschlächtig und flach oder etwas rinnig, aber nie mit eingekrümmten Ventrallappen; sie sind zweiteilig, ganzrandig.

Amphigastrien fehlen oder sind klein, außer in den Gynöcien. Letztere sind kladogen, selten stehen sie am Hauptstengel. Wie man sieht, sind auch hier keine scharfen Unterschiede von den *Epigonantheae* vorhanden, einer der wichtigsten besteht in der Stellung der Gynöcien am Hauptstengel bei den *Epigonantheae* und der auf ventralen Fruchtästen bei den *Trigonantheae*. Er ist aber bei *Cephalozia* schon ebensowenig gültig, wie bei *Chiloscyphus*, *Harpanthus* und *Saccogyne* unter den *Epigonantheae*. Der Grund dieser Verwischung der Grenzen zwischen den Gruppen ist wohl die große Plastizität der Lebermoose, welche der Biaiometamorphose stark unterworfen sind.



Fig. 116. I. Eucephalozia bicuspidata (L.) Schiffn., nach Schiffner. II. Odontoschisma Sphagni, nach Cooke. III. Adelanthus decipiens, nach Gottsche in Rabenhorsts Exsiccatae.

Das Genus umfaßt 23 Arten, von denen 13 in Europa vorkommen: sie wachsen meistens auf feuchtem Boden oder auf faulendem Holze. Die oben abgebildete *E. bicuspidata* ist eine gewöhnliche europäische Art, welche aber auch außerhalb Europa sehr verbreitet ist.

Das Schiffnersche Genus *Eucephalozia* ist bei Spruce nur ein Subgenus der Sammelgattung *Cephalozia*, welche von ihm in folgender Weise eingeteilt wird.

Cephalozia Spruce.

Subgenus I *Protocephalozia*.
„ II *Pteropsiella*.

Subgenus III *Zoopsis.*
" IV *Alobiella.*
" V *Eucephalozia* etc.

Wenn man nun auf den Abbildungen (Fig. 117 und 118) die jetzigen Genera *Protocephalozia*, *Pteropsiella* und *Zoopsis* betrachtet, dann scheint es sonderbar, daß man thallöse Lebermoose, wie *Pteropsiella*, und foliose, wie *Eucephalozia* zu einem Genus, *Cephalozia*, vereinigen oder als mit letzterem nahe verwandte Genera betrachten kann.

Dennoch ist die nahe Verwandtschaft dieser Formen von SPRUCE richtig erfaßt, wir haben es hier mit rudimentären Lebermoosen zu tun in demselben Sinne wie *Buxbaumia* ein rudimentäres Moos ist, und ich schließe mich ganz der Meinung GÖBELS an, daß die Flügel der Frons von *Pteropsiella* aufgefaßt werden müssen als phylogenetisch aus einer Verwachsung von Blättern hervorgegangen.

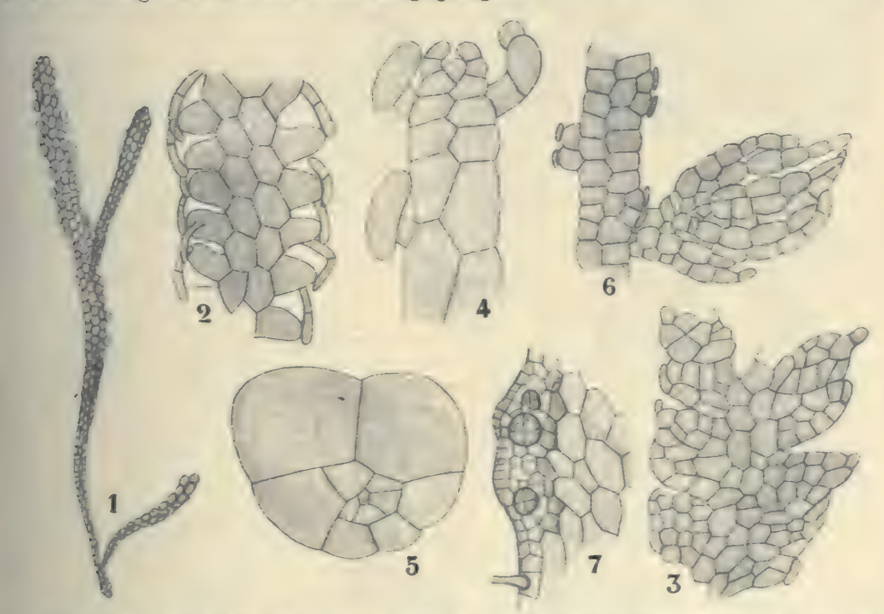


Fig. 117. Zoopsis. Fig. 1 nach HOOKER, alle anderen nach GÖBEL. 1 Zoopsis argentea, Habitusbild. 2 Zoopsis setigera, Teil des Stengels. 3 Cephalozia spec. GÖBEL aus Britsch Guyana, Stengelstück. 4 Junges Pflänzchen von Z. argentea mit Blättern am Vegetationspunkt. 5 Querschnitt eines älteren Stämmchens. 6 Ein ventraler Sproß mit gut entwickelten Blättern am Gynoecium. 7 Stück eines Antheriden tragenden Sprosses.

Fangen wir unsere Betrachtungen mit dem Genus

Zoopsis

an. Es steht *Eucephalozia* noch am nächsten insoweit, als hier wenigstens ein beblättertes, wenn auch sehr kleinblätteriges Stämmchen vorhanden ist.

Die Photosynthese wird aber durch die großen Zellen an der Oberseite des Stämmchens (Fig. 117, 5) vermittelt. Daß *Zoopsis* lange als ein thalloses Lebermoos betrachtet wurde, ist kein Wunder, bestehen doch die Blätter von *Z. argentea* nur aus zwei Zellen (Fig. 117, 4), und zeigt erst eine Untersuchung des Vegetationspunktes (Fig. 117, 4), daß die Blätter

normal angelegt werden. Bei *Zoopsis setigera* (Fig. 117, 2), wo jedes Blatt ein Haar trägt, ist die Blattnatur schon deutlicher, und bei *Cephalozia spec.* GÖBEL (Fig. 117, 3) aus Guyana sind deutliche Blätter vorhanden, welche aber so dicht gedrängt stehen, daß man sich sehr gut vorstellen kann, wie durch deren einfache Verwachsung der thallose Körper einer *Pteropsiella* gebildet werden kann.

Von *Zoopsis* sind etwa 7 Arten bekannt, von denen *Z. argentea* u. a. auf Java und *Z. setigera* auf Amboina vorkommt. Daß *Zoopsis* ein folioses Lebermoos ist, sieht man schon mit unbewaffnetem Auge an Exemplaren mit Fruchtzweigen (Figur 117, 6), da diese deutliche Blätter besitzen.



Fig. 118. I. Protocephalozia ephemeroides (SPR.) SCHIFFN. 1 Männliche Pflanze nach SPRUCE. 2 Teil derselben mit Androecium, stärker vergrößert. II. Pteropsiella frondiformis nach SPRUCE und GÖBEL. 1 Sterile Pflanze, von der ventralen Seite gesehen. 2 Querschnitt durch die Frons. 3 Fronsstück mit Andröcien. 4 Fronsstück mit Gynöcien. 5 Androecium. 6 Thallus, oben in ein Androecium übergehend.

Beim Genus

Pteropsiella

sind sogar die Fruchtzweige allein blättertragend, indem am Stämmchen keine Blätter sichtbar sind, außer am Vegetationspunkte.

Wir sahen schon früher, daß auch *Zoopsis* auf den ersten Blick blattlos scheint und doch bei näherer Betrachtung Blätter hat. GÖBEL fing nun damit an, nachzusehen, ob der Thallus von *Pteropsiella* vielleicht Anhängsel besäße. Es stellte sich heraus, daß dies in der Tat der Fall war (Fig. 119, 7).

Rechts sieht man zwei Anhängsel, welche an die von *Zoopsis* erinnern. Deutlicher sind sie bei schmalen Sprossen (Fig. 119, 8). Es stellt sich weiter heraus, daß die Rhizoide an der Unterseite des Thallus in regelmäßigen Entfernungen stehen und daß auch die ventralen Sprosse, sowohl die sterilen wie die fertilen, regelmäßig angeordnet sind; es rührt dies, wie eine Untersuchung des Vegetationspunktes zeigt (Fig. 119, 9), daher, daß sogar Amphigastrien bei *Pteropsiella* gebildet werden. Diese bestehen in jungem Zustande nur aus 4 Zellen, nämlich aus zwei wahr-

scheinlich Schleim absondernden Papillen und aus zwei Tragzellen; letztere teilen sich aber später, und es entsteht eine kleine Zellgruppe, welche die Rhizoide trägt (Fig. 119, 10). Daß an den fertilen Zweigen die Blätter weit besser entwickelt sind, zeigen die Figuren zur Genüge. In diesem Umstande, nämlich der Bildung von Blättern an den Geschlechtssprossen, erinnert sowohl *Zoopsis* wie *Pteropsiella* an *Buxbaumia*, welche letztere unter den Lebermoosen in

Protocephalozia ephemeroides (Fig. 118, I)

ihr Gegenstück hat. *Protocephalozia* würde sich überhaupt nicht mit *Cephalozia* in Verbindung bringen lassen, wenn wir nicht aus den Untersuchungen Hofmeisters wüßten, daß die *Cephalozien* (z. B. *C. bicuspidata*), eine Ausnahme unter den Lebermoosen bilden, insofern sie kein plattenförmiges, sondern ein dem der Moose ähnliches fadenförmiges Protonema bilden.

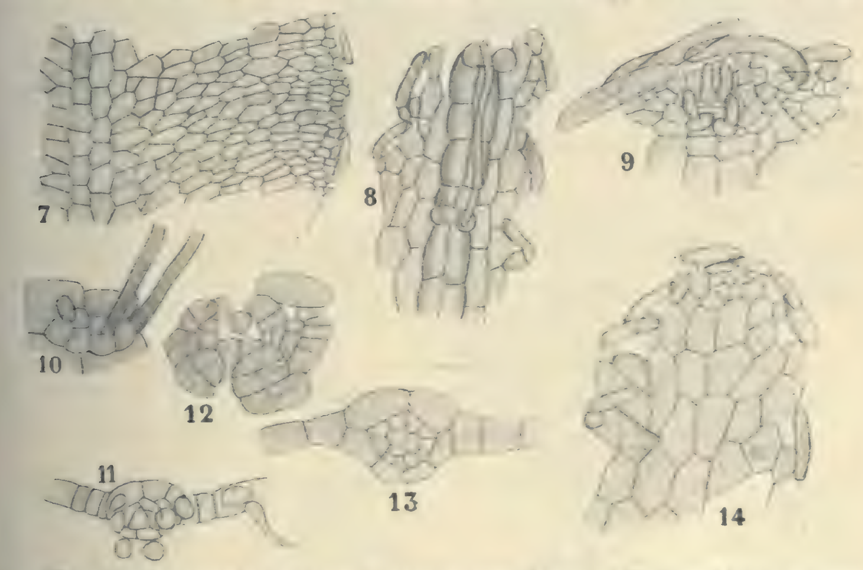


Fig. 119. Pteropsiella frondiformis, nach Göbel. 7 Thallusstück mit schuppenförmigen Anhängseln. 8 Stück eines schmalen Sprosses, die Anhängsel besser zeigend. 9 Vegetationspunkt, die reduzierten haarförmigen Blattspitzen und die keulenförmigen Amphigastrien zeigend. 10 Amphigastrien mit Rhizoiden. 11 Querschnitt durch den Vegetationspunkt. 12 Längsschnitt desselben. 13 Querschnitt durch den Thallus. 14 Vegetationspunkt.

Protocephalozia ist nun bloß eine auf dem Protonemastadium stehen gebliebene *Cephalozia*, welche nur an ihren Geschlechtssprossen Blätter bildet, in derselben Weise wie *Buxbaumia*. Die Figuren machen das wohl besser klar als es eine sogar lange Beschreibung tun könnte.

Wie man sieht, sind also die auf den ersten Blick so sonderbar erscheinenden Genera *Zoopsis, Pteropsiella* und *Protocephalozia* rudimentäre oder reduzierte (wer kann sagen, in welcher Richtung die Geschichte zu lesen ist?) *Eucephalozien*. An *Eucephalozia* nun schließt Schiffner das Genus

Odontoschisma

an, welches etwa 13 grüne, rote oder dunkelbraune, ziemlich große Lebermoose umfaßt. Der Stengel ist kriechend, wurzelnd, er entspringt

nicht einer rhizomartigen Basis, trägt ventrale Aeste und Flagellen. Die Blätter sind schief oder längs inseriert, etwas konkav, ausgebreitet oder nach oben gerichtet, und haben einen etwas eingebogenen Rand. Die Amphigastrien sind klein, die Gynöcien kladogen. Das Perianth ist groß, oft stark verlängert, dreikantig. die Calyptra nur einschichtig.

Das abgebildete (Fig. 116, II) *Odontoschisma Sphagni* ist weit verbreitet, es wächst in England mit Vorliebe in den früher in „the Vale of York" bis 3 Fuß hohen Polstern von *Leucobryum glaucum*, welche in der Entfernung an Schafe erinnerten, jetzt aber verschwunden sind; bei uns kommt die Pflanze meistens auf *Sphagnum* vor, während sie in den Wäldern des Amazonas und des Orinoco an dem Fuß von Bäumen wächst, wo sie grüne, weißliche oder rötliche Polster auf den vorragenden Wurzeln dieser Bäume bildet.

Mit *Odontoschisma* verwandt ist die Gattung

Adelanthus (Fig. 116, III),

welche 7 hauptsächlich die südliche Halbkugel bewohnende Arten zählt, von denen aber z. B. *A. decipiens* auch in Europa vorkommt. SPRUCE gibt (hier etwas verkürzt wiedergegeben) in dem Journal of Botany von 1876 folgende Unterscheidungsmerkmale zwischen *Odontoschisma* und *Adelanthus*.

Odontoschisma DUMORT.	Adelanthus MITT.
Stämmchen kriechend.	Stämmchen aus rhizomartiger Basis aufsteigend.
Blätter schief oder fast längs inseriert, unterschlächtig, ausgebreitet oder aufgerichtet, etwas konkav mit eingeschlagenem Rande; ganzrandig, sehr selten emarginat. Die Zellen fast sechseckig, gleichseitig, außer den Randzellen, welche oft Parallelogramme sind.	Blätter transversal, so daß sie vielfach weder ober- noch unterschlächtig genannnt werden können; an der Basis ablaufend und dadurch unterwärts gerichtet. Stark aufwärts gekrümmt an dem ungezähnten dorsalen Rande. Zellen klein, stark dreieckig verdickt.
Perianth schlank, oft sehr stark verlängert, dreieckig, prismatisch.	Perianth obovat oder spindelförmig aufgeblasen, 3—5-eckig.
Calyptra klein, einschichtig.	Calyptra groß und dick, unten 3—6-schichtig.

Ueberdies ist der ventrale Fruchtzweig hier an der Spitze ausgehöhlt. dick und oft unterwärts zu einem fleischigen, eiförmigen Bulbus verlängert, weshalb die Gattung leicht an das marsupifere Genus

Marsupidium

angeschlossen werden kann, welches in seinen vegetativen Organen ganz mit *Adelanthus* ügereinstimmt, am ventralen Fruchtzweig aber einen Beutel bildet (Fig. 120, I) der, wie GÖBEL nachwies, in seiner Entwickelung vollkommen dem von *Tylimanthus* entspricht. Der Beutel ist also der Anlage nach solid und wird erst durch die lösende Wirkung des Embryos ausgehöhlt. Es sind 4 Arten bekannt, von denen 1 in Feuerland und 3 in Australien wachsen. Ob das Genus

Kantia

hier angeschlossen werden soll, ist, wie SCHIFFNER selber angibt, zweifelhaft, wissen wir doch sogar nicht einmal sicher, ob der Beutel hier hohl oder solid angelegt wird, wenn auch letzteres der Beschreibung

Fig. 120. I. Marsupidium Urvilleanum, nach GÖBEL. 1 Habitusbild. II. Kantia trichomanes, nach GOTTSCHE. 2 Habitus einer fruchtenden Pflanze. 3 Junges Gynoecium. 4 Junger Beutel. 5 Alter Beutel im Längsschnitt, das Sporogon mit seinem Haustorialkragen innerhalb der zerrissenen Calyptra zeigend.

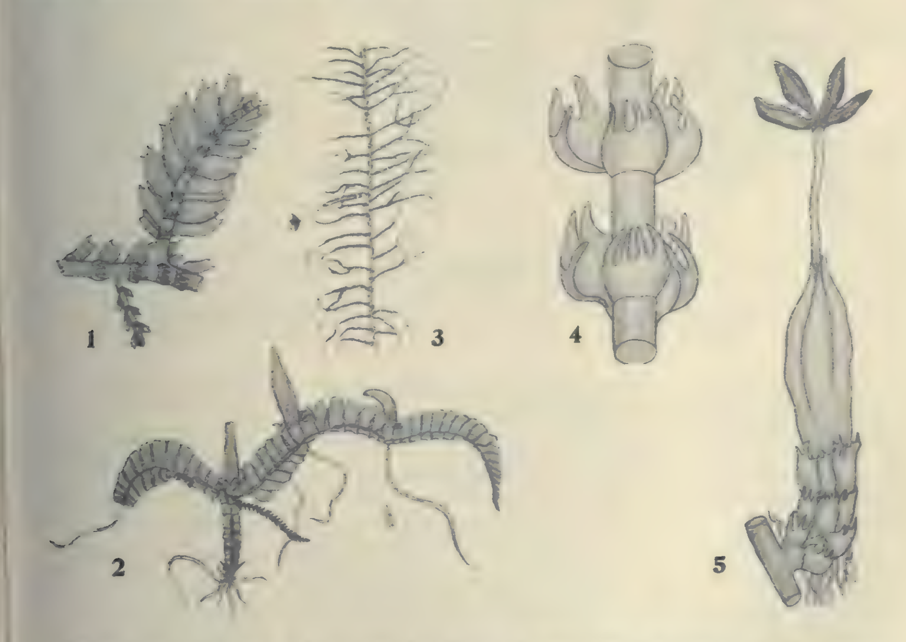


Fig. 121. I. (1) Sprucella succida (MITT.) STEPH., nach STEPHAN. II. (2) Anomoclada mucosa nach SPRUCE. III. Lepidozia filamentosa LINDB. 3 Habitus. 4 Teil des Stengels von unten. 5 Fruchtast, nach LINDENBERG und GOTTSCHE.

nach wahrscheinlich ist. Die Gattung zählt 33 Arten, welche auf feuchter Erde, faulen Stämmen, seltener an Felsen in der nördlichen gemäßigten und in der tropischen Zone vorkommen, während einige wenige am Kap wachsen. In Europa sind 3 Arten bekannt, von denen *K. trichomanes* und *K. calypogeia* die häufigsten sind.

Mit *Kantia* ist vielleicht

Sprucella succida (Fig. 121, I)

verwandt, eine aus dem tropischen Afrika bekannte Art, und der einzige Repräsentant dieses Genus, dessen Blattzellnetz vollkommen mit dem von *Kantia* übereinstimmt. Jedoch ist das sehr unsicher, da *Kantia* offenbar eine ziemlich isolierte Stellung einnimmt und *Sprucella* auch Verwandtschaft mit *Lepidozia* zeigt.

Der Stengel ist regelmäßig fiederig verzweigt, die Zweige laufen oft in Flagellen aus. Die Zweige entsprechen den Blattunterlappen. Die Blätter sind oberschlächtig (Figur 121, I), schief eiförmig, ausgerandet, mit zwei spitzen Zähnen. Die Amphigastrien sind so breit wie der Stengel und vierteilig. Das Gynoecium steht auf einem kurzen Ventralsproß und hat tief eingeschnittene Involucralblätter, das Perianth ist schlank, dreikantig, an der engen Mündung gefranst, die Seta ist lang.

Sicher nahe mit *Adelanthus* verwandt ist

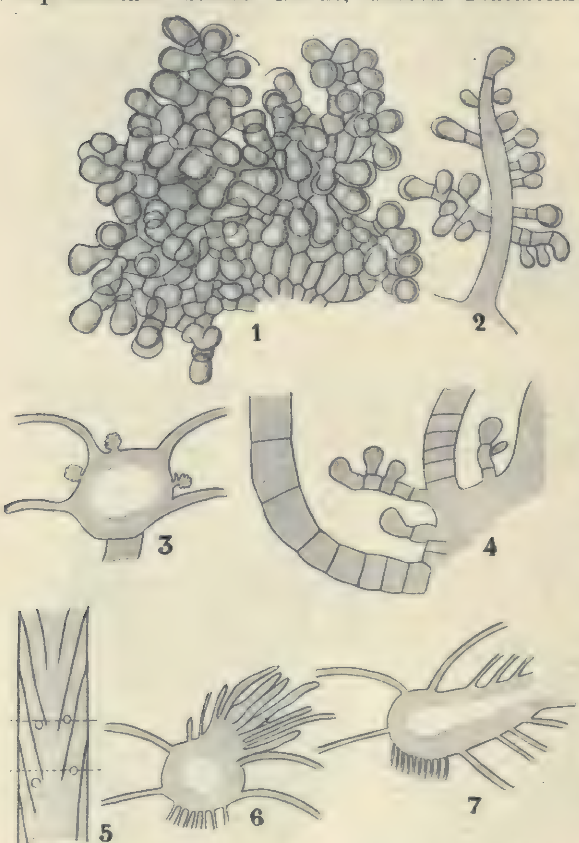


Fig. 122. Anomoclada mucosa, nach Göbel. 1 Amphigastrium mit Schleimpapillen, von oben betrachtet. 2 Im Längsschnitt. 3 Querschnitt des Stämmchens mit Schleimpapillen. 4 Querschnitt durch ein Stämmchenstück, die Schleimpapillen an der Basis der Oberblätter zeigend. 5 Schematische Darstellung der Zweiginsertion. 6 Querschnitt, welcher den Seitenzweig nicht median getroffen hat. 7 Querschnitt, welcher den Seitenzweig median getroffen hat.

Anomoclada (Fig. 121, II).

Die Gattung verdankt ihren Namen dem Umstande, daß man meinte, die Zweige hätten eine für Lebermoose ganz ungewöhnliche Ursprungsstelle, entsprängen nämlich aus der Oberseite des Stengels. Göbel wies aber nach, daß sie lateral stehen, wenn auch sehr weit nach oben verschoben. Die einzige Art, *A. mucosa*, wurde von Spruce im südamerikanischen tropischen Urwald entdeckt, wo sie durch die außerordentliche von ihr ausgeschiedene Schleimmenge auffiel, Schleim.

welchen sie, wie SPRUCE selbst schon nachwies, mit Hilfe ihrer Amphigastrien ausscheidet.

Auch dieser Punkt wurde von GÖBEL näher untersucht (Flora, 1906); er konnte nachweisen, daß die Amphigastrien in mancher Hinsicht mit denen von *Tylimanthus* übereinstimmen (Fig. 122, 1) und so wie diese mittels Schleimpapillen den Mucus bilden, daß aber auch ähnliche Schleimpapillen an der Basis der Oberblätter (Fig. 122, 4) und auf dem Stämmchen selber (Fig. 122, 3) vorkommen. Auf den Amphigastrien stehen sie auf beiden flachen Seiten sowohl, wie am Rande (Fig. 122, 2).

Was nun die Verzweigung betrifft, so konnte GÖBEL nachweisen, daß auch hier der Seitenzweig unterhalb eines Blattes entsteht und zwar

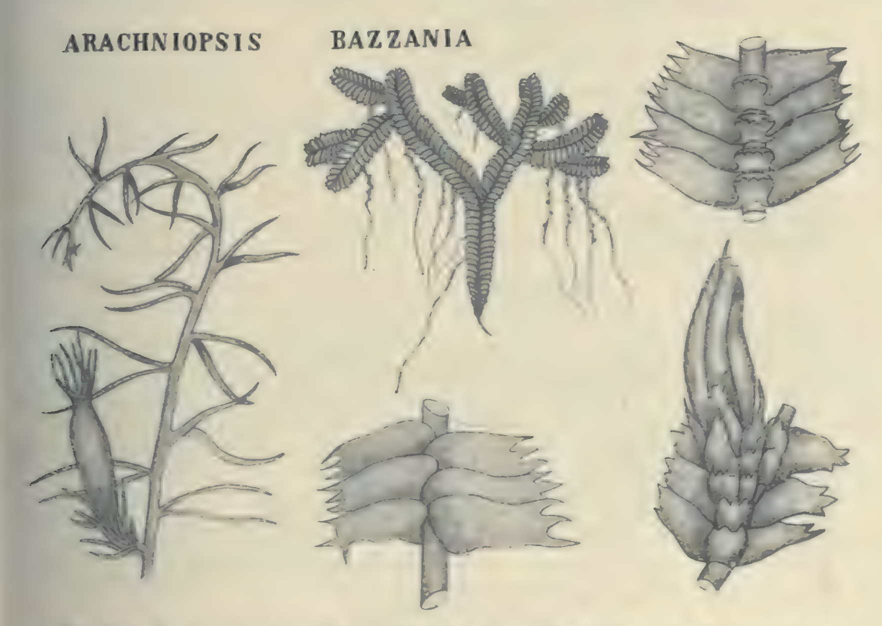


Fig. 123. I. Arachniopsis coactilis SPR., nach SPRUCE. II. Bazzania Novae Hollandiae (N. ab E.) O. KTZE., nach LINDENBERG und GOTTSCHE. Links oben: Habitusbild: rechts oben: Teil des Stengels von der Ventralseite; links unten: von der Dorsalseite; rechts unten: Fruchtast von Bazzania Liebmanniana (G. et L.) O. KTZE.

in solcher Weise, daß er keinen Teil des Blattes unterdrückt. Der Seitenzweig steht aber nicht in der Mediane des Blattes, sondern mehr dem Ober- als dem Unterlappen genähert (Fig. 122, 5 von oben betrachtet), was vielleicht damit zusammenhängt, daß die Blätter hier sehr schief inseriert sind. Die Zweige stehen also auch hier auf den Flanken, aber nicht median, sondern nach oben gerückt.

Aus dem Schema eines von oben betrachteten Stämmchens (Fig. 122, 5) geht hervor, daß die Insertion der Zweige eine solche ist, daß man auf dem Querschnitt die Zweige in verschiedener Weise in bezug auf die Blätter treffen kann, z. B. Fig. 122, 7 einen Querschnitt, welcher den Seitenzweig genau median getroffen hat, während er in Fig. 122, 6 sehr schief angeschnitten wurde.

Was nun die übrigen Genera der *Trigonantheae* betrifft, so müssen wir, um deren Anschluß zu erhalten, wieder zu *Zoopsis* zurückkehren, an welche die Gattung

Arachniopsis (Fig. 123, I).

angeschlossen werden kann, unter der Annahme, daß ein *Zoopsis*-artiger Ahne besser entwickelte Blätter gebildet hat. Es sind zarte, *Conferven*-artige Pflänzchen aus dem tropischen Amerika, mit ventralen Zweigen von grau-bläulichgrüner Farbe. Die Blätter sind einfach oder gegabelt, die Gabeln bestehen aus einfachen Zellreihen. An *Arachniopsis* schließt SCHIFFER nun einerseits *Lepidozia* und *Bazzania*, beide noch *Trigonantheae*, und andererseits *Blepharostoma*, das erste Genus der *Ptiloideae* an.

Vom Genus

Lepidozia (Fig. 121, 3—5)

hat *Lepidozia setacea* ebenfalls haarförmige Blätter, bei Arten wie *L. filamentosa* (Fig. 121) mit ihren langen Flagellen sind diese aber schon sehr breit geworden. Die 4-teiligen Amphigastrien dieser Art erinnern an die von *Sprucella*. Nicht weniger als 92 Arten aus allen Ländern der Welt, aber nur 4 aus Europa sind bekannt.

Die Fruktifikation von *Lepidozia* stimmt ganz mit der von

Bazzania (Fig. 123, II)

überein.

Aus diesem Grunde wird diese Gattung, deren Arten bisweilen vierteilige, bisweilige einfache Amphigastrien und breite Blätter haben, hier angeschlossen. In der Sektion „*Connatae*“ dieses etwa 230 Arten zählenden Genus sind die Amphigastrien mit den Oberblättern verwachsen, zu dieser Sektion gehört die abgebildete *B. Novae Hollandiae* (cf. Fig. 123, II rechts oben).

Die Gattung kommt zumal in den Tropen und in der gemäßigten Zone der südlichen Halbkugel vor, nur 3 Arten finden sich in Europa.

Wir wollen jetzt wieder zu *Arachniopsis* zurückkehren und daran die Gruppe der *Ptilidioideae* anschließen.

Zwölfte Vorlesung.

Die akrogynen Jungermanniales.

III. Die Ptilidioideae.

Wie wir schon sahen, kann an *Arachniopsis* die Gruppe der *Ptilidioideae* angeschlossen werden, und zwar mittels *Blepharostoma*. Die Gruppe ist durch die meistens haarartig zerschlitzten Blätter charakterisiert, scheint aber eine ziemlich künstliche zu sein. Zwar existieren Beziehungen zwischen *Blepharostoma*, *Herberta* und *Ptilidium*, welche vielleicht in *Trichocolea* gipfeln, aber *Isotachis* und *Lepidolaena* nehmen eine sehr isolierte Stellung ein; letztere ahmt das *Jubuloiden*-Genus *Frullania* in seinem vegetativem Aufbau bewunderungswürdig nach, ist aber doch wohl mehr mit *Trichocolea* als mit *Frullania* verwandt.

Die Aufstellung von Verwandtschaftslinien in dieser vermutlich künstlichen Gruppe unterbleibt wohl besser, und wir wollen unsere Betrachtungen mit *Blepharostoma* anfangen und mit dem abweichenden Genus *Isotachis* beenden.

Das Genus

Blepharostoma

umfaßt etwa 10 Arten, welche über die ganze Erde verbreitet sind. Das (Fig. 124, 2, 3) abgebildete *B. trichophyllum* ist europäisch. Es gibt zwei Subgenera, unsere Art gehört dem Subgenus *Chaetopsis* an, welches durch die Zartheit und durch die hellgrüne Farbe seiner Arten charakterisiert ist, sowie durch die quere Insertion seiner ebenso wie die Amphigastrien bis zur Basis haarähnlich zerteilten Blätter, deren Zipfel so wie bei *Arachniopsis* aus einfachen Zellreihen bestehen.

Die aus 15 über die ganze Erde verbreitete Arten bestehende Gattung

Herberta

hat schon viel weniger stark zerschlitzte Blätter, wie z. B. die hier abgebildete kosmopolitische *H. juniperma* (Fig. 124, 5) zeigt. Die hierher gehörigen Arten erinnern habituell an *Dicranum* unter die Moose und sind meistens bräunlich gefärbt, selten blaß. Charakteristisch sind die hakenartigen Krümmungen der Zweige, die meist bis zur Hälfte

gespaltenen Blätter und die fast ganz der letzteren gleiche Form der Amphigastrien. Das Gynoecium steht terminal mit zahlreichen dichtgedrängten Involucralblättern, welche das Perianth fast ganz verbergen.

Das Genus

Ptilidium (Fig. 124, 6—8, Fig. 125, I)

umfaßt 6, meistens an Bäumen wachsende Arten, von denen zwei in Europa, worunter das abgebildete *P. ciliare.*

Der Stengel ist fiederig verzweigt, die Blätter sind zweiteilig, rinnig gefaltet, die obere Hälfte viel größer als die untere; sie sind oberschlächtig und haben gefranste Ränder. Die Amphigastrien sind den



Fig. 124. 1 Isotachis multiceps (LINDB. et G.) GOTT. var. laxior GOTT. Teil eines Astes mit Gynoecium von der Dorsalseite, nach GOTTSCHE. 2—3 Blepharostoma trichophyllum (L.) DUM., nach SCHIFFNER. 2 Habitusbild. 3 Involucralblatt. 4, 5 Herberta juniperina (SW.) SPR., nach SCHIFFNER. 4 Habitus, 5 Stengelblatt. 6—8 Ptilidium ciliare, nach COOKE. 6 Habitus. 7 Stengelstück von der Dorsalseite. 8 Von der Ventralseite.

Oberblättern ziemlich gleich, aber nur halb so groß. Das Gynoecium steht auf einem ziemlich kurzen Seitenzweig (Fig. 125, I), welcher unten normal beblättert ist.

Das Genus

Lepidolaena

ist durch die eigentümlichen, sackartigen Unterlappen (Fig. 125, II, 2, 3), welche denen von *Frullania* ganz ähnlich sind, charakterisiert. *Lepidolaena magellanica*, eine der 12 auf die südliche Hemisphäre beschränkten Arten, ist wohl eines der schönsten aller existierenden Lebermoose, sowohl durch seine zierliche Gestalt wie durch seine schön rotbraune Farbe. Die Pflanze ist doppelt fiederig verzweigt, die Blätter sind oberschlächtig, der Oberlappen ist groß, der Unterlappen klein, eingeschlagen und 1 oder 2 seiner

Zipfel sind zu kleinen, Wasser festhaltenden Oehrchen umgebildet. Auch bei den Amphigastrien sind die zwei inneren oder auch wohl alle vier Zipfel zu Oehrchen geworden (Fig. 125, II, 4). Die Ränder der Blätter sind schön gefranst.

Die Arten des Genus

Trichocolea

sind durch die schwammige Struktur ihrer Thalli besonders geeignet zum Festhalten von Wasser. Der Stengel bildet keine Rhizoide, ist fiederig verzweigt und trägt Blätter (Fig. 125, III), welche fast bis zur Basis handförmig zerschlitzt sind, überdies ist jeder Blattzipfel noch in zahlreiche, haarfeine, nur aus einer Zellreihe bestehende Zipfel verteilt,

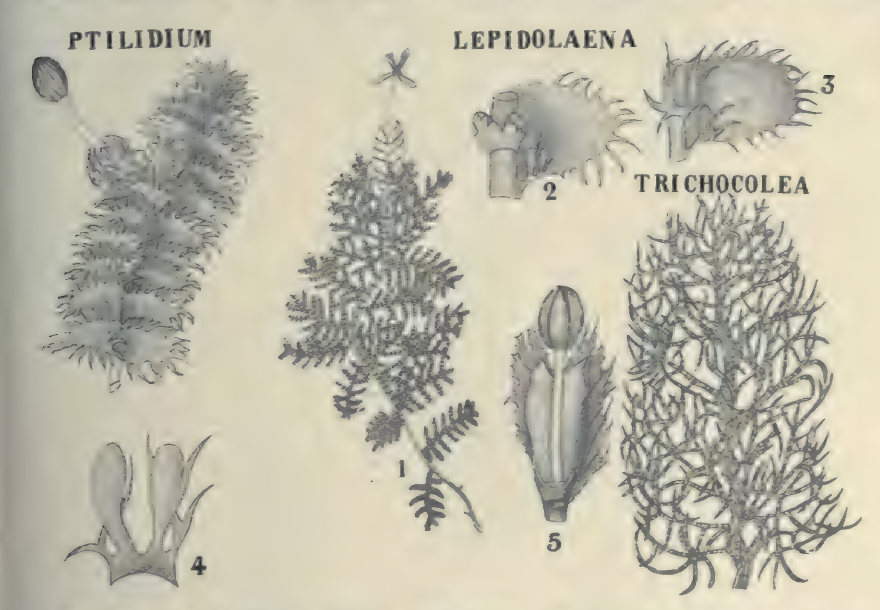


Fig. 125. I. Ptilidium ciliare, nach COOKE. II. Lepidolaena magellanica (HOOK.) S. O. LINDB., nach HOOKER. 1 Habitus. 2, 3 Oberblätter und Amphigastrien. 4 Amphigastrium, dessen 2 innere Zipfel zu Oehrchen umgewandelt sind. 5 Involucrum mit Sporogon im Längsschnitt, im Innern sieht man die Hälfte der Calyptra mit den außen angewachsenen Involucralblättern. III. Trichocolea tomentella, Astspitze nach MÜLLER.

was dem Ganzen ein filziges Aussehen verleiht. Weiter kommen bei *Trichocolea* sogenannte Paraphyllien vor, das sind chlorophyllhaltige, blattartige, hier haarartige Gebilde, welche zwischen den normalen Blättern aus dem Stamme entspringen. Auch Amphigastrien von derselben Form wie die Blätter sind vorhanden. Die Zerschlitzung der Blätter, Paraphyllien und Amphigastrien ist hier also extrem und macht aus diesen Pflanzen Gebilde, welche wenigstens ebensogut wie ein Schwamm oder wie Fließpapier Wasser aufnehmen können. Es sind große, kräftige, hellgrüne Lebermoose, von denen etwa 13 Arten bekannt sind. Die schöne *Trichocolea tomentella* fand ich sowohl auf halbverfaultem Holz im Urwalde Javas, wie am Boden auf der Grebbe bei Wageningen in Holland; an letzterer Stelle scheint sie einjährig zu sein.

Nach der Befruchtung verdickt sich öfters die Stengelspitze und nimmt teil an der Bildung der Calyptra; es ist dies wohl der einzige Punkt, in dem dieses Genus mit der gänzlich isolierten Gattung

Isotachis (Fig. 124, 1, Fig. 126, 1—5)

übereinstimmt. Diese umfaßt 25 Arten, welche auf feuchtem Boden und an Felsen auf den Bergen der Tropen und in den südlichen gemäßigten und kalten Zonen vorkommen.



Fig. 126. Isotachis, nach GÖBEL. 1 Längsschnitt durch das Gynoecium, die schraffierten Stellen geben das meristematische Gewebe an, welches das Perigon emporhebt und den Beutel bildet. 2 Anfang der Emporhebung des Perigons. 3 Beutel von außen betrachtet, oben die Perigonblätter. 4 Längsschnitt des Gynoeciums nach der Bildung des Beutels. 5 Längsschnitt durch den Beutel und durch das Sporogon mit Haustorialkragen am Fuße.

Es sind kräftige Pflanzen von blaßgrüner bis blutroter Farbe. Die Stengel stehen aufrecht und entspringen einem wurzelnden, oft Flagellen bildenden Rhizom. Die Zweige stehen ventral und lateral, die dichtgedrängten, quer inserierten Blätter sind rinnig hohl, oft gezähnt oder gefranst.

Das Gynoecium ist terminal, darunter sind Innovationen vorhanden.

Ueber den Bau des Perianths waren die Meinungen geteilt, sie erwiesen sich sämtlich als unrichtig als GÖBEL (Flora, 1906) ganz unerwarteterweise zeigte, daß *Isotachis* ein, wenn auch sehr abweichender, Beutelträger ist.

GÖBEL untersuchte die von ihm bei Arthurs Pass in Neuseeland gefundene *I. montana* und einige andere Arten und konnte nachweisen, daß diese oberirdische Beutel besitzen, deren Achsen in der Längsachse des Pflänzchen liegen, während bei den anderen Marsupiferen die Achse des Beutels mehr oder weniger senkrecht auf der der kriechenden Stämmchen steht.

Der Beutel entsteht hier in sehr einfacher Weise. Das Gynoecium steht am Scheitel des Hauptstengels (Fig. 126, 1); eine unterhalb des Perigons gelegene Zone ist meristimatisch und streckt sich, wobei sie das Perigon emporhebt; die gestreckte Zone bildet den Beutel. Die Figuren machen das wohl deutlich, man sieht in Fig. 126, 5, daß das Sporogon auch hier einen Haustorialkragen bildet.

So sind wir am Ende unserer Betrachtungen über diejenigen *Akrogynen* angelangt, deren Blätter meistens nicht gefaltet sind. Wir sahen aber, daß auch in dieser Hinsicht keine scharfe Trennung von der anderen Hauptgruppe besteht, sind doch z. B. die Blätter von *Isotachis* unter den *Ptilidioideen* und die von *Lophozia*, Subgenus *Sphenolobus*, unter den *Epigonantheae* so „rinnenförmig", daß sie kaum von „gefalteten" zu unterscheiden sind.

An dieses Subgenus *Sphenolobus* der *Epigonantheae* schließen wir denn auch die erste Gruppe, der *Akrogynen* mit typisch zweilappig gefalteten Blättern an, die Gruppe der *Scapanioideae*.

Dreizehnte Vorlesung.

Die akrogynen Jungermanniales mit typisch zweilappig gefalteten Blättern.

I. Scapanioideae, II. Raduleae, III. Physotieae.

Die

Scapanioideae

sind durch den Umstand charakterisiert, daß der Oberlappen des Blattes kleiner ist als der Unterlappen. Sie stehen mittels

Diplophyllum

mit *Sphenolobus* unter den *Epigonantheae* in Verbindung. *Diplophyllum* steht nun wieder *Scapania* recht nahe, ja es weicht von letzterer Gattung eigentlich nur in der Form des Perianths ab und ist sogar in dieser Hinsicht noch mittels *Blepharidophyllum* mit *Scapania* verbunden.

Diese Genera der *Scapanioideae* sind in folgender Weise zu unterscheiden:

I. Perianth zylindrisch . . . . *Diplophyllum.*
II. Perianth unten zylindrisch, an der Spitze zusammengedrückt . . . . *Blepharidophyllum.*
III. Perianth vom Rücken her fast der ganzen Länge nach flachgedrückt . . . . . . *Scapania.*

Uebrigens gehören hierher noch die Genera *Gottschea* und *Balantiopsis*. Zu *Blepharidophyllum* gehört nur eine Art, aus dem südarktischen Amerika, von den Kerguelen etc.

Diplophyllum hat unterschlächtige, zweilappige, kielförmig gefaltete Blätter, mit kleinerem Oberlappen, welcher dem Unterlappen angedrückt ist (Fig. 127, I, unten). Amphigastrien fehlen. Das Perianth ist terminal, zylindrisch, fünffaltig, an der Spitze zusammengedrückt. Die Kapsel ist lang, die Klappen sind nicht gedreht. Es umfaßt 5 Arten, welche auf nacktem Boden, an Felsen und auf faulendem Holze in der nördlichen gemäßigten und kalten Zone vorkommen. 3 davon finden sich in Europa, wo das abgebildete *D. obtusifolium* (HOOK.) DUM. häufig ist.

Scapania

ist eine viel größere Gattung, von der etwa 40 Arten bekannt sind, unter ihnen etwa 24 in Europa. Die Blätter sind unterschlächtig, zweilappig, gekielt, selten rinnenförmig gebogen, mit kleinerem, selten gleichgroßem Oberlappen, welcher meistens dem Unterlappen angedrückt ist (Fig. 127, II, unten). Der Blattrand ist gezähnt. Amphigastrien fehlen. Das Perianth ist dorsal stark zusammengedrückt, die Kapsel langgestielt, eiförmig, mit nicht gedrehten Lappen.

Das Genus

Gottschea (Fig. 127, 128, 129, 130)

(syn. *Schistochila*), von dem mehr als 50 Arten in den Tropen und auf der südlichen Halbkugel bekannt sind, ist zumal durch den Umstand

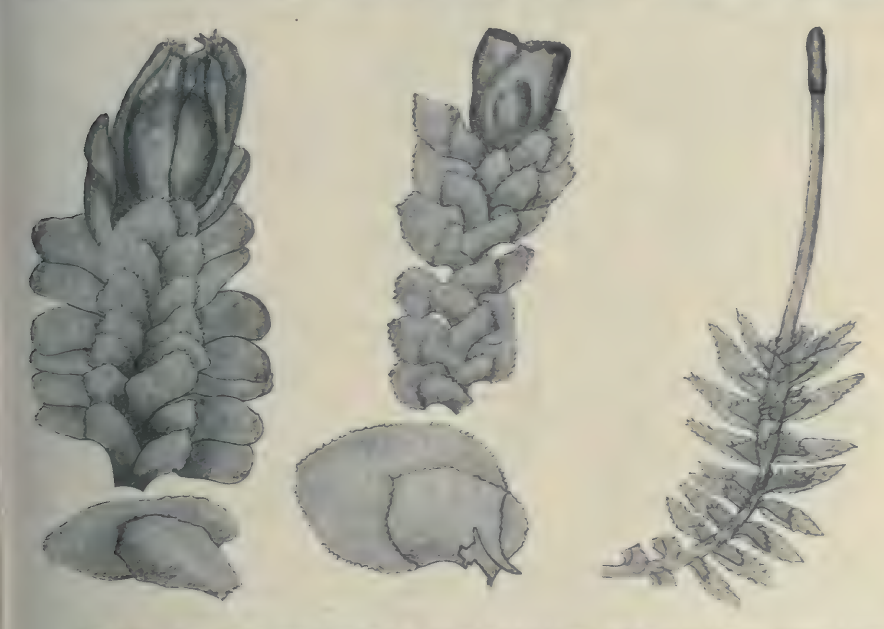


Fig. 127. Von links nach rechts: I. Diplophyllum obtusifolium (HOOK.) DUM., nach SCHIFFNER, oben Fruchtast, unten Stengelblatt. II. Scapania nemorosa (L.) N. ab. E., oben Fruchtast, unten Stengelblatt. III. Gottschea appendiculata (?), nach GÖBEL.

charakterisiert, daß am Blatte eigentümliche Lamellenbildung stattfindet und daß der Embryo die Stengelspitze derartig aushöhlt, daß das junge Sporogon ganz in die Stengelspitze eingesenkt ist, weshalb diese Pflanzen schon von GOTTSCHE „*Coelocaules*“ genannt wurden (vergl. Fig. 129, 2).

Die Struktur dieser Pflanze wurde erst 1906 von GÖBEL klargelegt.

Bei einem erwachsenen Blatte von *Gottschea appendiculata* z. B. (Fig. 130, I) ist der Oberlappen viel kleiner als der Unterlappen, dessen Spitze fiederteilig ist, eine bei *Bryophyten* ganz einzige Struktur. Weiter ist am Kiel ein großer Flügel vorhanden.

Die Entwickelung (Fig. 128, 1) zeigt, daß der Unterlappen ebenso groß wie der Oberlappen angelegt wird, durch späteres Wachstum aber

diesen überholt, und daß der Flügel entsteht, weil der Unterlappen sozusagen am Oberlappen dorsal vorbeiwächst (Fig. 128, 1).

Bei einer Art aber, bei *G. ciliata* (Fig. 128, 2), wachsen beide Blatthälften aneinander vorüber, wodurch ein Doppelflügel entsteht, der begierig kapillar Wasser festhält. Dorsalflügel sind bei allen *Gottschea*-Arten vorhanden, nicht immer aber leicht zu sehen, so ist der Flügel bei *G. pinnatifida* (Fig. 128, 3) stark eingerollt, wodurch ein Röhrchen auf der Hinterseite des Blattes gebildet wird, das leicht übersehen werden kann. Amphigastrien sind bei allen *Gottschea*-Arten vorhanden.

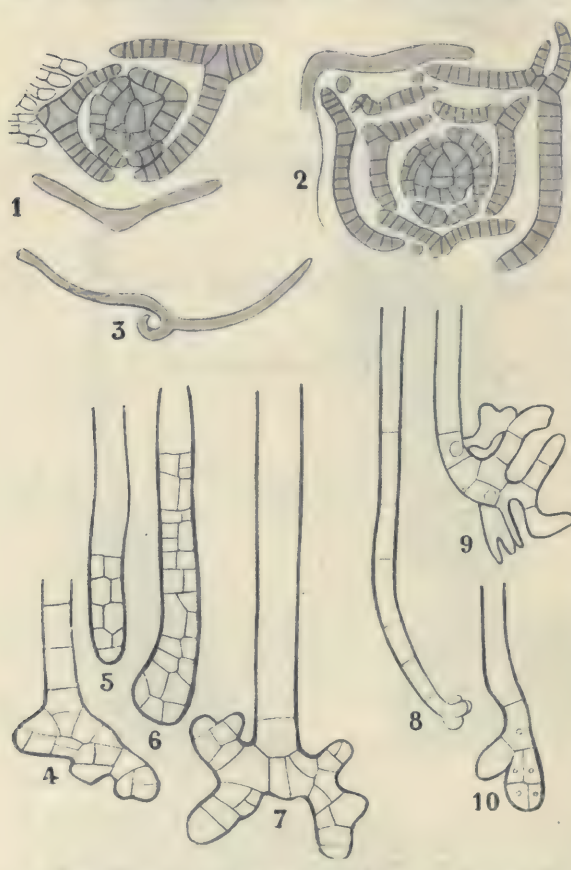


Fig. 128. Gottschea, nach GÖBEL. 1 Querschnitt des Vegetationspunktes von G. appendiculata. 2 Ein solcher von G. ciliata. 3 Querschnitt des Blattes von G. pinnatifida mit eingerolltem Dorsalflügel. 4—10 Wandbildung in den Rhizoiden von Gottschea.

Viele *Gottschea*-Arten bilden reichlich Schleim, und zwar in einer Weise, die bis jetzt nur bei *Scapania* bekannt war, nämlich mittels Schleimpapillen in den Achseln der Oberblätter. Auch darin stimmt *Gottschea* mit *Scapania* überein, daß die Blätter an der Basis öfter zwei-, ja sogar mehrschichtig sind.

In ihren vegetativen Organen bietet *Gottschea* noch eine Eigentümlichkeit, sie bildet namentlich in den Spitzen ihrer Rhizoide öfters Quer- und Längswände (Fig. 128, 4—10), während bei allen sonstigen Lebermoosen die Rhizoide einzellig sind im Gegensatz zu den mehrzelligen Wurzelhaaren der Laubmoose. Die Wände in den Rhizoiden von *Gottschea* sind aber zu verschieden von den regelmäßig schiefen Wänden der Laubmooswurzelhaare, als daß man ihnen irgendeine, auf phylogenetische Beziehungen zwischen beiden hinweisende Bedeutung beilegen könnte.

Wir sahen schon, daß bei der Sporogonbildung der junge Embryo ganz in die Stengelspitze (Fig. 129, 1—2) eindringt, und in diese oft bis zum 4. oder 5. Blattpaare versenkt wird.

Der Embryo hat einen scharf zugespitzten Fuß (Fig. 129, 3), welcher das Eindringen wohl fördert; auch ist ein Haustorialkragen (Fig. 129, 3) vorhanden. Das Eindringen wird auch wohl befördert durch das (wie Fig. 129, 4 von *Gottschea Blumei* zeigt) Vorhandensein eines vorge-

bildeten dünnwandigen Gewebes, welches vom Embryo verdrängt werden wird.

Sehr eigentümlich ist das Vorkommen eines Elaterenträgers bei gewissen *Gottschea*-Arten, eine Erscheinung, welche sonst nur bei einigen thallosen *Anakrogynen* bekannt ist, wie wir bei *Aneura, Metzgeria* und *Pellia* gesehen haben.

Während bei *Isotachis* also ein akrogener Beutelträger vorkommt, dessen Beutel, abgesehen von seiner Stellung, mit den von Anfang an hohlen Beuteln von *Calypogeia* vergleichbar ist, hat *Gottschea* einen akrogenen Beutelträger, dessen Beutel, wiederum abgesehen von der Stellung, mit den anfangs soliden Beuteln von *Tylimanthus* und *Marsupidium* vergleichbar ist, in die sich die Embryonen einbohren.



Fig. 129. Sporogonbildung bei Gottschea, nach GÖBEL. 1 Längsschnitt des Gynoeciums. 2 Oberansicht. 3 Längsschnitt der Stengelspitze mit darin versenktem Embryo. 4 Längsschnitt eines etwas älteren Gynoeciums als der von 1. 5, 6 Querschnitte durch ein Androecium. 7—9 Schleimpapillen. 10 Längsschnitt des Sporogons, den Elaterenträger zeigend. 11 Querschnitt durch den Elaterenträger.

Die einzige *Scapanoide*, welche einen in den Boden eindringenden Beutel besitzt, ist das Genus

Balantiopsis (Fig. 130 und 131),

welches 8 Arten zählt, die in der südlichen gemäßigten Zone vorkommen.

Balantiopsis diplophyllum

wurde von GÖBEL, zusammen mit *Tylimanthus* wachsend, in Neu-Seeland gefunden und untersucht. Das Lebermoos fällt sofort durch die violette Farbe seiner Beutel auf. Die Blätter sind sehr eigentümlich, sie sind nicht gerade inseriert, aber ihre Insertion bildet einen nach hinten offenen Bogen (Fig. 131, 2, 3).

Die Insertion des Unterlappens ist, dessen Größe entsprechend, viel schmaler als die des Oberlappens. Das ist eine Folge von Ver-

schiebungen, ursprünglich sind beide Lappen, wie Fig. 131, 1 zeigt, gleichgroß.

Der Beutel ist interessant, weil er eine Kombination der beiden Typen vorstellt, welche wir kennen gelernt haben, der Embryo der

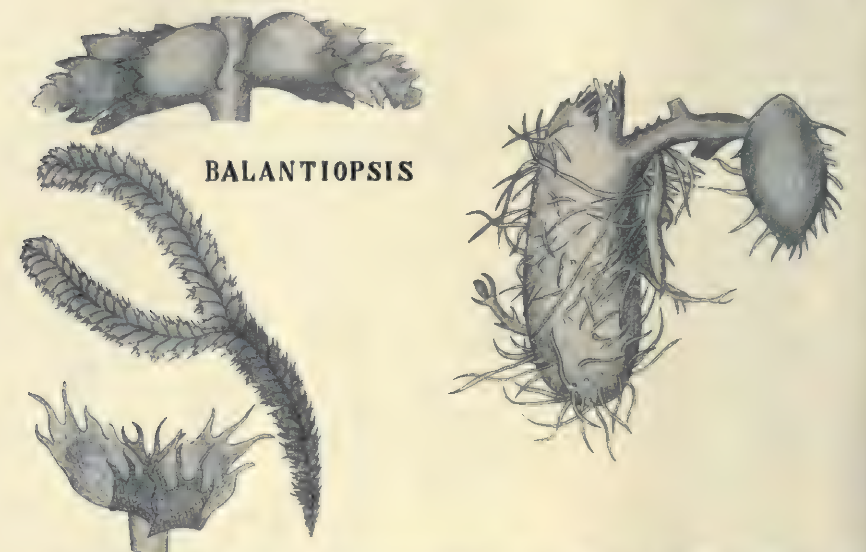


Fig. 130. Balantiopsis diplophyllum, links Habitus und Stengelstück, von der Ventralseite gesehen, nach HOOKER; rechts Beutel, nach GÖBEL.

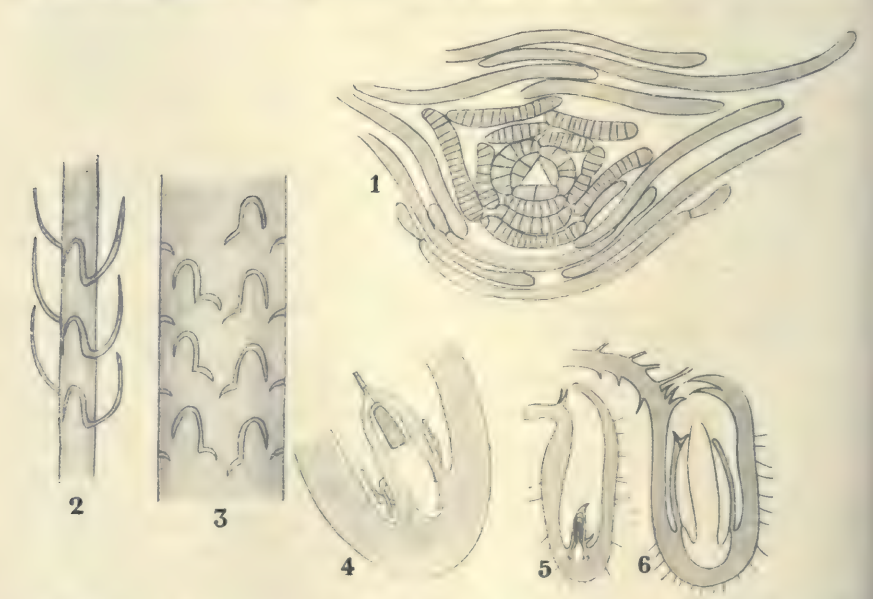


Fig. 131. Balantiopsis diplophyllum, nach GÖBEL. 1 Querschnitt des Vegetationspunktes. 2, 3 Insertionsweise der Blätter. 4—6 Beutellängsschnitte, 4 die Bohrspitze des Fußes, 5, 6 den Haustorialkanal zeigend.

2 x-Generation bohrt sich nämlich in den unteren dicken Teil des Beutels ein (Fig. 131, 4—6), später aber wird durch eine kragenförmige Verlängerung des Beutels das Sporogon von dem Beutel eingeschlossen (Fig. 131, 5—6).

An die *Scapanoideen* schließt SCHIFFNER nicht ohne Zagen die kleine Gruppe der

Raduleae

an, welche in der Tat, sowohl in Blattform, als in der Form des Perianths. Uebereinstimmung damit aufweist.

Sie umfaßt nur eine Gattung, nämlich

Radula.

Die hierher gehörigen Lebermoose sind von mittlerer Größe, grün oder gelbgrün, nie rot. Der Stengel trägt laterale Zweige, ist nur selten



Fig. 132. Radula, nach V. D. SANDE LACOSTE, LACOUTURE und GÖBEL. 1 Habitusbild einer javanischen Art. 2 Blatt von derselben. 3 R. complanata. 4, 5 Radula uvifera, 4 von oben, 5 von unten gesehen.

in der Jugend dichotom. Die Blätter sind ausgebreitet, oberschlächtig, zweilappig, der kleinere Unterlappen ist mit seinem freien Rande fest an den Oberlappen angedrückt, der Kiel aber oft etwas aufgeblasen, der Rand fast stets ganz. Die Rhizoide entspringen einer halbkugeligen Aufblähung des Unterlappens. Amphigastrien fehlen. Die Gynöcien sind nur bei einzelnen Arten kladogen, meistens akrogen, mit 1 oder 2 subfloralen Innovationen. Das Perianth ist dorsal, zusammengedrückt, oft flach, bei gewissen Arten fast zylindrisch und etwas gefaltet. Bei gewissen Arten, so z. B. bei *R. pycnolejeunoides* und bei *R. uvifera*, sind sehr lange, männliche „Infloreszenzen“ beschrieben worden; in beiden Fällen aber konnte GÖBEL nachweisen, daß es sich um sterile Kurztriebe handelte, deren zu Wassersäcken umgebildete Blätter oft von Räder-

tierchen bewohnt werden. Die Antheridien stehen auf normalen, fertilen Seitenzweigen.

An die *Raduleae* schließt SCHIFFNER die

Physotieae

mit nur einem Genus

Physotium

an, welches 12 Arten umfaßt, von denen 9 in den Tropen der alten Welt, 1 in Europa und 2 in Südamerika vorkommen. Es sind ziemlich große, kräftige, aufrechtstehende, rhizombildende Pflänzchen von brauner oder blasser, sehr oft schön purpurroter Farbe.



Fig. 133. I. Physotium giganteum. 1 Habitusbild. 3 Verschlußapparat des Sackes, von der Innenseite des Lobulus gesehen. A die gewölbte, stabile, B die flache, bewegliche Klappe desselben. 10 Verschlußapparat, von außen gesehen und halbiert, um dessen Bau zu zeigen. a die stabile Klappe. (Diese Figuren nach SCHIFFNER.) II. Ph. cochleariforme, nach GÖBEL. 2 Habitusbild eines Zweiges. 4 Längsschnitt durch den Wassersack mit dem Klappenapparat. 5 Scheitel von oben, zwei junge Wassersäcke sichtbar. 6 Junger Wassersack von vorn, rechts Oberlappen des Blattes, in der Mitte, nach links umgebogen, der obere Teil des Unterlappens. 7 Längsschnitt durch die Klappe, das Gelenk zeigend. 8, 9 Querschnitte durch Stammknospen.

Die Blätter sind oberschlächtig. Der Oberlappen ist blattartig, der Unterlappen bildet einen großen Sack (Fig. 133, 2, 9). Die Mündung dieses Sackes (Fig. 133, 4) ist oft von einem komplizierten Klappenapparat verschlossen. Bei weitem die meisten Arten bewohnen die kühlen, feuchten Berge der Tropen, in Europa ist nur eine Art vorhanden, nämlich *Ph. cochleariforme*, ein Relikt von voreiszeitlichen Perioden. GÖBEL untersuchte lebende Exemplare aus Norwegen und fand keine Rhizoide.

Die Wassersäcke dieser Art sind sehr groß (Fig. 133, 4) und mit Ausnahme der eigentümlichen Einfuhröffnung ganz geschlossen. Amphi-

gastrien fehlen infolge des bei den foliosen Lebermoosen ganz einzig dastehenden Umstandes, daß die Scheitelzelle nicht drei-, sondern zweiseitig ist (Fig. 133, 5). Es entstehen also nur zwei Segmentreihen, welche die Oberblätter bilden.

Der Wassersack hat eine enge, in einer Vertiefung gelegene Mündung (Fig. 133, 6), und der Eingang ist durch zwei schalenförmig aufeinanderliegende Stücke der Sackwand begrenzt; von diesen ist das eine starr, das andere mittels eines aus toten, dünnwandigen Zellen bestehenden Gelenkes (Fig. 133, 7) beweglich. Die Klappe besteht aus toten Zellen und schrumpft bei trockenem Wetter, wodurch die Einfuhröffnung frei wird und der Wassersack, sobald Regen eintritt, sich wieder füllen kann. Tiere sind öfters in diesen Wassersäcken vorhanden, und der Umstand, daß hier eine Klappe vorkommt, welche an ähnliche Bildungen an den *Utricularia*-Bläschen erinnert, hat zu der Meinung geführt, daß diese und ähnliche Lebermoose, z. B. *Colura*, Insektenfänger seien. Dies ist aber nur insoweit richtig, als sie möglicherweise den bei Austrocknung bisweilen sterbenden Tieren Nahrung entnehmen können. Selbst dies ist fraglich, denn die Tiere, um die es sich handelt, sind alle Wassertiere, welche das Vermögen besitzen, sich bei eintretender Trockenheit einzukapseln.

Damit sind wir denn am Ende jener Reihe akrogyner *Jungermanniales* angekommen, welche man wohl am besten von *Fossombronia*-artigen Ahnen ableitet. Wenden wir uns nun jener Reihe zu, welche zumal wegen der großen Uebereinstimmung in der Bildung des Sporogons wohl am besten an die *Metzgeroideae* unter den *Anakrogynen* angeschlossen wird, zu der Reihe der *Jubuloideae* und *Madothoceae.*

Vierzehnte Vorlesung.

Die akrogynen Jungermanniales mit typisch zweilappig gefalteten Blättern.

IV. Jubuloideae. V. Madotheceae.

1. Die Jubuloideae.

Wir können bei dieser, viele Hunderte von Arten umfassenden Gruppe zwei Untergruppen unterscheiden, nämlich:

I. solche, bei denen im Gynoecium konstant nur ein Archegonium vorkommt und der Lobulus (Unterlappen) sich nicht zu einem hohlen, helm- oder sackartigen Oehrchen entwickelt . . . . *Lejeuneae*

II. solche, bei denen sich im Gynoecium 2—4, selten bis 12 Archegonien finden, sehr selten nur 1 gebildet wird, und der Lobulus zu einem hohlen, helmförmigen oder zylindrisch-sackartigen Oehrchen auswächst . . . . *Frullanieae.*

Zu den

Lejeuneae

gehört nur die alte Gattung *Lejeunea*, welche jetzt aber, eben wie das alte Genus *Jungermannia*, in eine große Zahl von Gattungen zerlegt worden ist, welche schon von Spruce als Subgenera unterschieden wurden. Es sind dies nicht weniger als 22 Genera, welche, mit Ausnahme von *Metzgeriopsis*, *Myriocolea*, *Marchesina*, *Bryopteris*, *Thysanthus*, *Ptychanthus*, *Omphalanthus* und *Colura* — letztere noch oft *Colurolejeunea* genannt — durch ihren Ausgang von *lejeunea* zeigen, daß sie der alten Gattung *Lejeunea* angehört haben. So gibt es eine *Eulejeunea*, eine *Ceratolejeunea*, eine *Lopholejeunea*; viele von ihnen sind epiphyll.

Als Typus der *Lejeuneae* können wir

Eulejeunea (Fig. 134, I)

betrachten, ein Genus, das etwa 165 Arten umfaßt, welche meistens in den Tropen, dort vielfach epiphyll, leben. In Europa gibt es nur 6 Arten, die Gattung ist aber kosmopolitisch.

Es sind meistens kleine, fiederig oder unregelmäßig verzweigte, hellgrüne, bis fast weißliche Pflänzchen. Die Blätter stehen dicht gedrängt, decken sich oder stehen entfernt, sind eiförmig abgerundet, selten spitz, fast stets ganzrandig. Der Lobulus ist klein, bis fast fehlend, aufgeblasen, selten flach oder sehr groß im Vergleich zu dem kleinen Oberlappen. Die Amphigastrien sind klein, rundlich, tief-zweiteilig. Das Gynoecium steht terminal, mit kräftiger Innovation unter demselben und dadurch pseudolateral (Fig. 134, I). Die Involucralblätter sind den Laubblättern ähnlich, schmäler, mit kleinem, flachem Lobulus, das Perianth ist birnförmig oder verkehrt herzförmig, fünffaltig, mit hohen, fast stets glatten Kielen. Andröcien stehen fast stets auf kurzen Seitenzweigen.

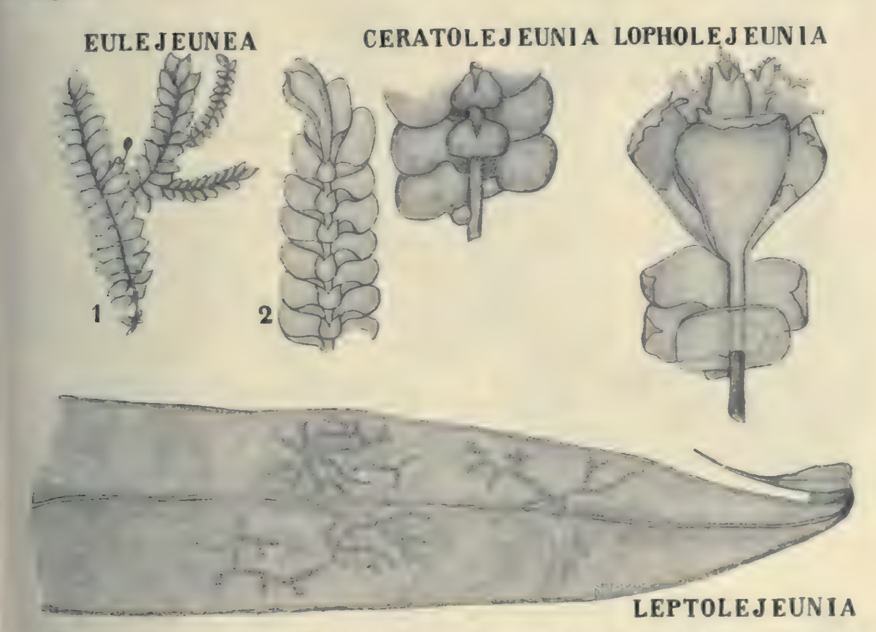


Fig. 134. I. Eulejeunea serpyllifolia (DICKS.) SPR., nach PABST. II. Ceratolejeunea mauritiana, nach COOKE und STEPHANI. III. Lopholejeunea multilacera STEPH., nach STEPHANI. IV. Leptolejeunea elliptica auf einem Farnblatte, nach SCHIFFNER.

Ein abweichendes Genus ist

Myriocolea,

dessen einzige Art, *M. irrorata*, in Südamerika von SPRUCE an Wasserfällen gefunden wurde.

Es hat nämlich quer inserierte Blätter ohne Lobulus. Aus den kriechenden Rhizomen entspringen vollkommen wurzellose Stengel (Fig. 135, 8), welche entfernt gestellte Blätter tragen und sehr regelmäßig Kurztriebe bilden. Die Größe dieser Kurztriebe nimmt von der Basis nach der Spitze hin ab, wodurch die Aeste fiederig zugespitzt erscheinen (Fig. 135, 3). Die Kurztriebe (Fig. 135, 10) sind wieder in eine Anzahl sehr kurzer Fiederäste geteilt, welche die Infloreszenzen tragen, welche an jedem Fiederast pseudolateral stehen, so daß jeder

Kurztrieb einen mehr oder weniger kugeligen Knäuel von 40—60 Gynöcien darstellt (Fig. 135, 3, 8, 10). Die Blätter sind an der Basis rinnenförmig, oberwärts zungenartig ausgebreitet (Fig. 135, 16). Die Amphigastrien sind sehr klein. Die Perigonblätter gleichen den Laubblättern, sind aber mehr ausgehöhlt. Gynöcien mit einem Archegon, daneben aber bisweilen noch Antheridien (Fig. 135, 9), sonst aber die Antheridien in eigenen Andröcien mit 4—7 Antheridien in der Achsel eines jeden Hüllblattes.

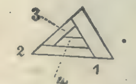
Noch eigentümlicher ist die Gattung

Colura (Fig. 136),

von der 18, fast ausschließlich tropische Repräsentanten, fast alle epiphyll lebend, bekannt sind. Als Anpassung an die dortigen Verhältnisse haben sie komplizierte, an *Physotium* erinnernde Wassersäcke gebildet. Auch diese wurden näher von GÖBEL untersucht.



Fig. 135. *Myriocolea irrorata*, nach SPRUCE. 1, 5, 7 Gynöcien mit Sporogon. 6, 13 Andröcien. 2 Querschnitt des Perianths. 3 Teil einer fruchtenden Pflanze. 4 Stengelstückchen, das linke ein Amphigastrium, das rechte die quergestellte Insertionsnarbe des Blattes zeigend. 8 Teil eines fruchtenden Astes. 9 Hermaphrodites Gametoecium. 10 Ein Kurztrieb vergrößert. 11 Sporen. 12 Hüllblatt von 9. 14 Blätter mit Zellnetz des basalen Teiles. 15 Aufgesprungenes Sporogon. 16 Blatt mit Zellnetz des oberen Teiles.

Weiter ist dieses Genus charakterisiert durch die Doppelzahl der Amphigastrien, indem eins auf jedes Blatt, statt auf jedes Blattpaar, fällt, offenbar dadurch, daß die Scheitelzelle nach jedem seitlichen ein ventrales Segment bildet, sich also in folgender Weise teilt 

.

Der Wassersack entsteht hier nicht aus dem eingerollten Unterlappen, trotzdem dieser vorhanden ist, sondern aus dem sackartig umgebildeten Oberlappen; der Unterlappen bildet nur die zu der Oeffnung des Wassersackes hinführende enge Röhre (Fig. 136, 1). Besonders eigentümlich ist es, daß der Wassersack durch eine bewegliche Klappe geschlossen

wird. Diese stößt an ein Querstück (Fig. 136, 2, 4) an, welches durch Auswachsen einiger Zellen der Sackwand entsteht, während die Klappe selbst aus einer Randzelle des Unterlappens gebildet wird. Sie hat an ihrer Basis ein Gelenk, welches bewirkt, daß sie einwärts gedrückt werden kann, während das Querstück das Umklappen nach außen verhindert.

Das merkwürdigste von allen ist aber sicher das Genus

Metzgeriopsis (Fig. 137),

welches keine Amphigastrien besitzt, dessen Körper thallusartig ist und so wie *Pteropsiella* nur Blätter an den Sexualsprossen trägt. Der Fall ist aber nicht mit dem von *Pteropsiella*, bei der der Thallus durch Verwachsung von Blättern entstanden ist, vergleichbar, sondern mit dem

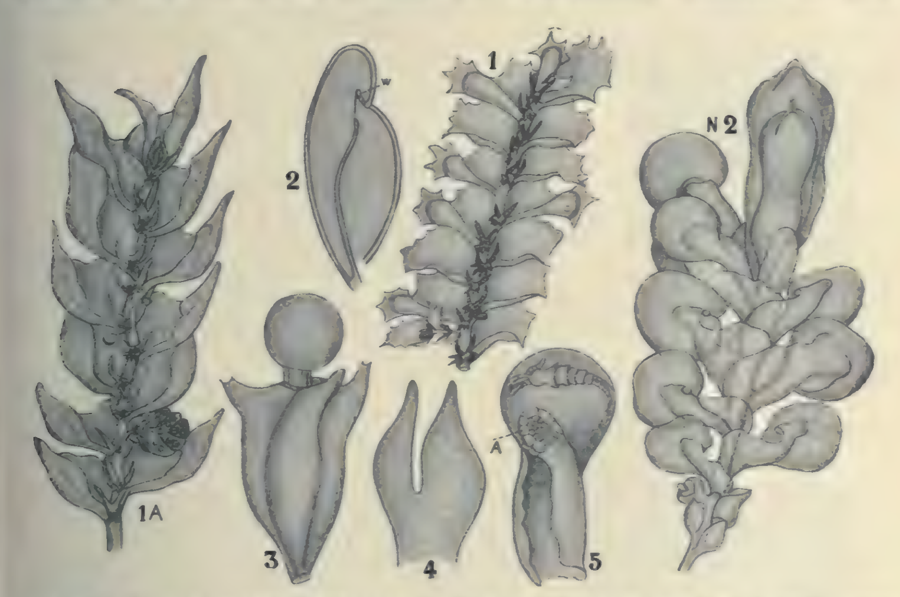


Fig. 136. I A Colura tortifolia, nach GÖBEL. 1—3 Colura ornata, nach GÖBEL. 1 Habitus von der Ventralseite. 2 Längsschnitt des Sackes. 3 Sporogon mit Perianth. N_2, 4, 5 Colura Naumanni, nach SCHIFFNER et GOTTSCHE. N_2 Habitus von der Dorsalseite. 4 Amphigastrium. 5 Sack mit Verschlußklappe A und eingedrungenem Tiere.

von *Protocephalozia*. Der Thallus ist hier nämlich nichts als das langlebige Protonema, welches hier nicht, wie bei *Protocephalozia*, faden-, sondern plattenförmig ist, im Hinblick auf den Umstand, daß die *Lejeuneae* plattenförmige Protonemata, die *Cephalozien*, mit denen *Protocephalozia* verwandt ist, hingegen fadenförmige Protonemata besitzen.

Zur zweiten Gruppe der *Jubuloideae*, zu der der

Frullanieae,

gehören nur zwei Genera, *Jubula* und *Frullania*, von denen letzteres aber nicht weniger als 310 Arten umfaßt.

Das Genus

Jubula (Fig. 138, I)

hingegen zählt nur zwei Arten, ja vielleicht sogar nur eine, welche kosmopolitisch ist, in Europa aber nur in Großbritannien vorkommt.

Der einzige wichtigere Unterschied von *Frullania* ist der, daß das Gynoecium nur e i n Archegon hat, während dasjenige von *Frullania* stets mehr als ein Archegon besitzt. Wir können uns hier also auf *Frullania* beschränken.

Frullania (Fig. 138)

ist mit seinen über 300 Arten ein kosmopolitisches Riesengenus, charakterisiert durch seine eigentümlichen Wassersäcke. Der Lobulus bildet hier nämlich nicht, wie bei *Lejeunea*, mit dem Oberlappen zusammen den Sack, sondern dies tut der Lobulus allein, indem er sich sackartig

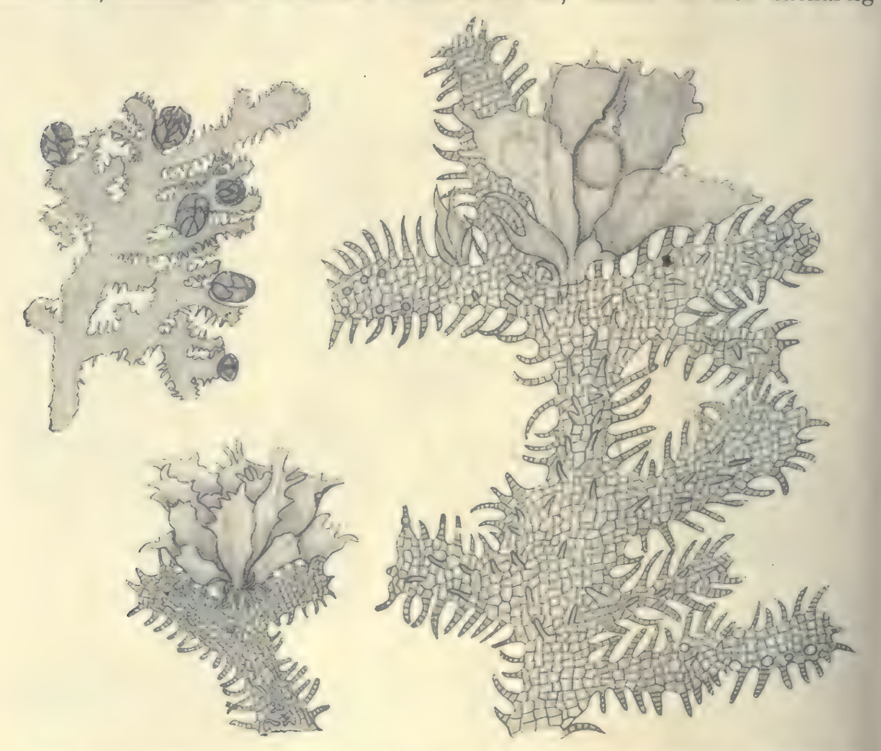


Fig. 137. **Metzgeriopsis pusilla**, links oben nach GÖBEL, die beiden anderen nach SCHIFFNER. Links oben Thallus mit Gametöcien, links unten Gametoecium stärker vergrößert; rechts Thallusstück mit Gametoecium und Sporogon.

einstülpt, so daß die morphologische Oberseite des Unterlappens die Innenseite des Wassersackes bildet. Auch die Amphigastrien können solche Wassersäcke bilden.

Die Eingänge dieser Säckchen sind von der Stengelspitze abgewendet, und so entsteht bei vielen langen, von den Zweigen der Urwaldbäume herunterhängenden, tropischen *Frullania*-Arten ein System von Eimerchen mit aufwärts gekehrter Oeffnung, die das am Stengel herunterfließende Wasser sorgfältig aufsaugen und aufbewahren.

Bei uns kommen schöne, schwarz-blutrot gefärbte *Frullania*-Arten auf Bäumen und Felsen vor.



Fig. 138. I. Jubula Hutchinsiae (HOOK.) DUM. 1 Stengelstück von der Ventralseite, nach GOTTSCHE. II. Frullania. 2 F. campanulata, nach V. D. SANDE LACOSTE. 3 F. apiculata N. ab E., nach GOTTSCHE. 4 F. Ecklonii SPRENG., nach GOTTSCHE. 5 Frullania, Subgenus Polyotus, nach GÖBEL.

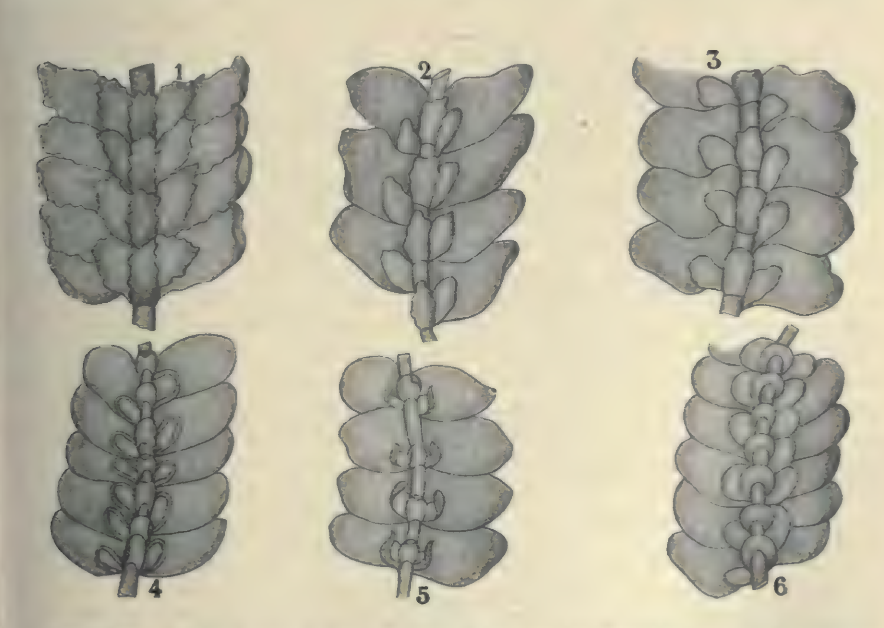


Fig. 139. Madotheca-Arten. Stengelstücke von der Ventralseite, nach LACOUTURE. 1 M. laevigata. 2 M. obscura. 3 M. Thuja. 4 M. platyphylla. 5 M. rivularis. 6 M. platyphylloidea.

Die kleine Gruppe der

Madotheceae

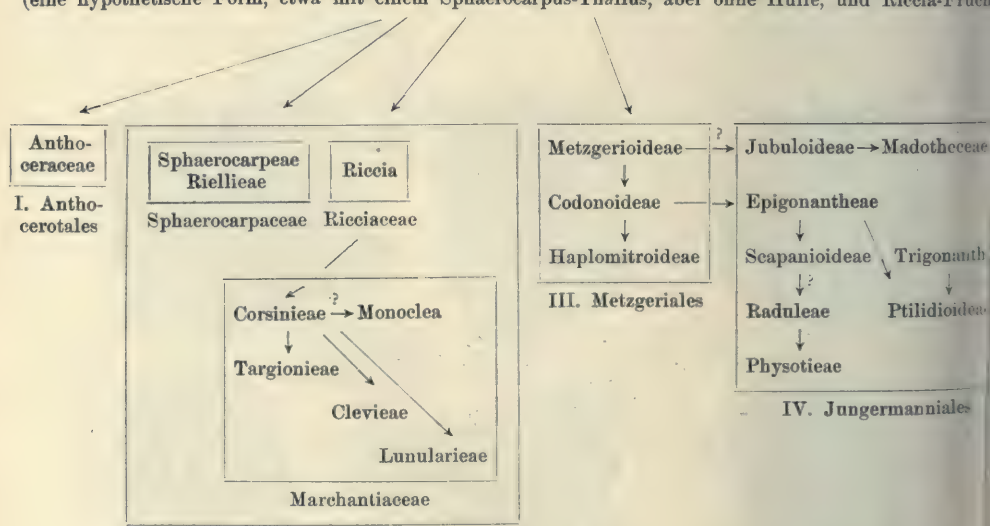
enthält nur eine Gattung

Madotheca (Fig. 139).

Sie zeigt im Bau der Amphigastrien der Blätter etc. gewisse Uebereinstimmung mit einigen *Jubuloideen-Lejeuneae*, ohne aber einen Uebergang zu dieser scharf begrenzten Gruppe zu bilden.

Die Gattung umfaßt etwa 80 Arten, unter ihnen 7 in Europa. Es sind große, stattliche Pflanzen von dunkelgrüner bis brauner Farbe, mit meistens sehr regelmäßiger und dicht 2—3mal fiederiger Verzweigung. Alle Zweige, auch die fertilen, sind lateral. Die Blätter sind groß, oberschlächtig, fast bis zur Basis zweiteilig, mit großem Oberlappen und als Lobulus entwickeltem Unterlappen. Letzterer ist viel kleiner als der Oberlappen, am Rande oft zurückgerollt und gezähnt, bisweilen zugespitzt, dem Stengel parallel, an der Basis öfters lang und breit, herablaufend und dort kraus und gezähnt. Amphigastrien und Lobulus sind aber breiter und oft beiderseits herablaufend. Antheridien konstant alleinstehend.

Die Gattung zeigt also die meiste Uebereinstimmung mit der Untergruppe *Lejeunea* der *Jubuloideen*. Damit haben wir also die Lebermoose abgehandelt, deren Beziehungen wir uns etwa in dieser Weise gedacht haben:



Wir haben nun die *Hepaticae* als eine sehr plastische, offenbar noch in voller Entwickelung begriffene Gruppe kennen gelernt; die nächsten Vorlesungen werden uns lehren, daß die Moose hingegen als eine sehr starre Gruppe betrachtet werden müssen im Vergleich mit den *Hepaticae*.

Fünfzehnte Vorlesung.

Die Laubmoose und deren Zerlegung in Sektionen.

Da wir früher schon die Verschiedenheiten zwischen Laub- und Lebermoosen erörtert haben, können wir jetzt ohne weiteres zur Behandlung der Laubmoose übergehen.

Eine auffallende Differenz zwischen beiden Gruppen sei hier noch kurz erwähnt: Während die Laubmoose fast immer radiär gebaut sind, sind hingegen die Sprosse der *Hepaticae* fast ausnahmslos dorsiventral, und dies hat v. WETTSTEIN u. a. Veranlassung gegeben, die Laubmoose als die primitiveren, die Lebermoose als die abgeleiteten Formen zu betrachten.

Wir haben schon früher die Gründe erörtert, weshalb unserer Meinung nach keine von beiden Gruppen von der anderen abgeleitet werden kann, und es sei deshalb hier auf das auf S. 3 dieses Bandes Gesagte verwiesen, und nur noch erwähnt, daß unserer Meinung nach Moose und Lebermoose voneinander unabhängige Entwickelungsreihen sind, welche jedoch beide in den *Isokonten* wurzeln.

Die Gruppe der Laubmoose kann nun in verschiedene Sektionen eingeteilt werden, und zwar in:

I. *Sphagnales*, bei denen das Archespor im Amphithecium entsteht, während das Endothecium bloß die Columella bildet, welche jedoch nicht das Archespor durchbricht, sondern von letzterem dom- oder kappenförmig überwölbt wird. Die Kapsel durchbricht später die Archegonienwand, infolgedessen ist sie nie von einer Haube (Calyptra) gekrönt. Sie öffnet sich an der Spitze;

II. *Andreaeales*, bei denen die Sporen im Endothecium entstehen, welches sich dazu in Archespor und in Columella differenziert. Auch hier reicht die Columella nur bis an das glockenförmige Archespor. Die Kapsel öffnet sich nicht an der Spitze, sondern springt mit 4 Längsrissen auf. Die Kapsel hebt den oberen Teil der Archegonienwand als Calyptra empor, wird also von einer Haube gekrönt;

III. *Bryales*, bei denen die Sporen im Endothecium, das sich dazu in Columella und Archespor differenziert, gebildet werden. Die Columella durchbohrt hier das Archespor. Meistens öffnet sich die Kapsel mittels eines apikalen Deckels, es gibt jedoch manche wohl als reduziert zu betrachtende Formen, bei denen die Sporen durch bloße Verwesung der Kapselwand frei werden; dies sind die sogenannten Cleistocarpi. Ein Peristom ist meistens vorhanden, jedoch gibt es auch reduzierte Formen, bei welchen es fehlt. Eine Haube ist, da die Kapsel den oberen Teil der Archegoniumwand als Calyptra emporhebt, stets vorhanden.

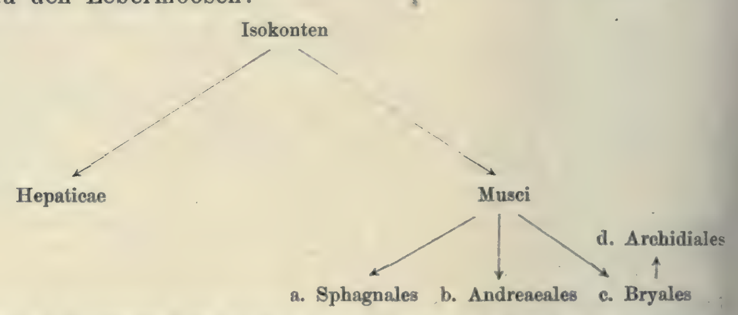
Eine kleine Moosgruppe von zweifelhafter Verwandtschaft, welche unter anderem durch das Fehlen einer Columella charakterisiert ist, wird oft als 4. Sektion:

IV. *Archidiales* bezeichnet; ich ziehe es jedoch vor, sie als reduzierte *Bryales* zu betrachten.

Nebenstehende Habituszeichnungen dürften dienlich sein, die oben genannten 3 oder 4 Sektionen zu charakterisieren.

Was nun die Verwandtschaft dieser Sektionen betrifft, so zeigen die *Sphagnales* vielleicht Beziehungen zu den *Anthoceroteae* und die *Andreaeales* zu den *Haplomitrioideae*, speziell zu *Calobryum* unter den Lebermoosen, jedoch sind diese Beziehungen so entfernt, daß sie meiner Ansicht nach nur auf eine gemeinsame Abstammung von *Hepaticae* und *Musci* aus den *Isokonten* hinweisen und nicht als Hinweis auf eine Abstammung der Moose aus den Lebermoosen betrachtet werden dürfen.

Wir gelangen also zu folgender Auffassung über die Beziehung der Laubmoose zu den Lebermoosen:



Von den 4 Sektionen der *Musci* entfernen sich die *Bryales* zweifellos am meisten von den Lebermoosen, und die *Sphagnales* stehen hingegen den Lebermoosen am nächsten. Den größten Schwierigkeiten begegnen wir bei der weiteren Einteilung der Riesensektion der *Bryales*.

Es gibt verschiedene beliebte, leider aber unnatürliche Einteilungen der *Bryales*, z. B. die in *Cleistocarpen* mit nicht aufspringenden, sondern verwesenden Kapseln und in *Stegocarpen* mit Kapseln, welche mittels eines Deckels aufspringen. Natürliche Gruppen, d. h. phylogenetische Entwickelungsreihen, sind dies jedoch nicht; wiederholt haben *Stegocarpen* das Vermögen zur Deckelbildung verloren, und eine Einteilung der *Phanerogamen* in *Chasmogamen* und *Cleistogamen* wäre eine ebenso unnatürliche, wie die der *Musci* in *Stegocarpen* und *Cleistocarpen*.

Eine andere altherkömmliche Einteilung, die in *Pleurocarpen*, bei denen die Kapsel an der Spitze von Seitenzweigen, und in *Acrocarpen*, bei denen die Kapsel terminal an der Hauptachse steht, ist ebenfalls recht widernatürlich, sind doch beide akrogyn.

Sehen wir von den sehr primitiven oder sehr reduzierten — das ist schwer zu entscheiden — *Buxbaumien* ab, dann können wir meines Erachtens eine bessere Einteilung der *Bryales* erhalten, wenn wir das Peristom als Grundlage dazu annehmen.

Wir können dann zwei große Gruppen unterscheiden, nämlich:

I. die *Archidontei*, bei denen die Peristomzähne aus ganzen Zellen aufgebaut sind;

II. die *Schizodontei*, wie ich sie zu nennen vorschlage, bei denen das Peristom nur aus Zellwandstücken besteht.

Fig. 140. Links zwei Sphagnum-Arten, die Sektion der Sphagnales illustrierend; rechts Archidium, die frühere Sektion der Archidiales illustrierend, welche ich jedoch als zur Sektion der Bryales gehörend betrachten möchte.

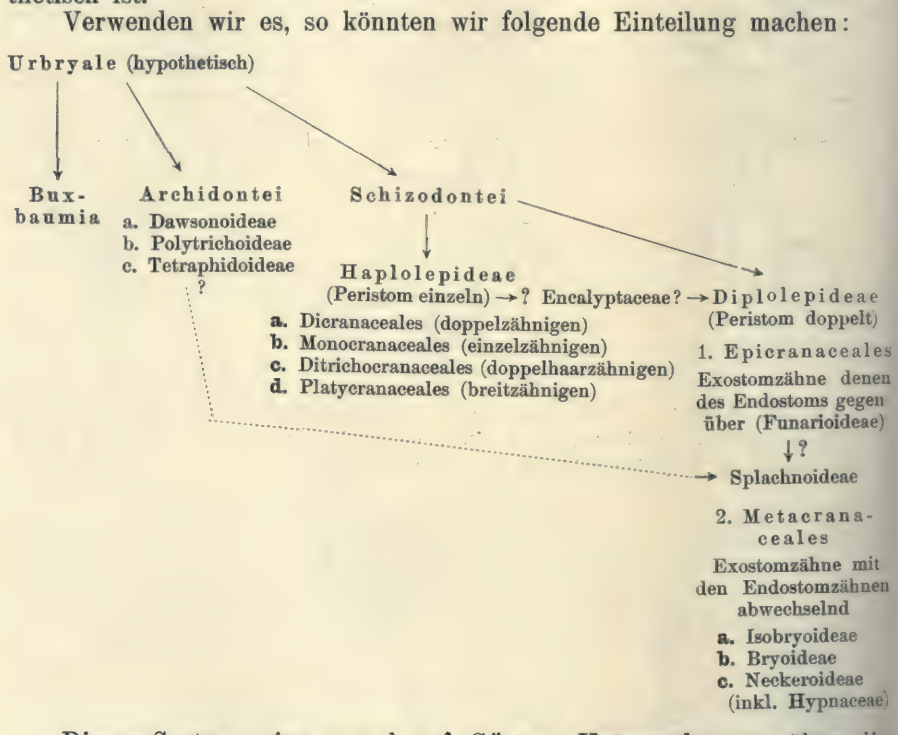


Fig. 141. Links zwei verschiedene Andreaea-Arten, nebst einer stark vergrößerten Kapsel, die Sektion der Andreaeales illustrierend, nach v. WETTSTEIN und GÖBEL; rechts Polytrichum, als ein Beispiel der Sektion der Bryales, nach v. WETTSTEIN.

Wir dürfen jedoch nicht behaupten, daß dies scharfgetrennte phylogenetische Reihen sind, denn innerhalb der Gruppe der *Splachnaceen* treffen wir bei *Splachnum* beide Peristomtypen an.

Trotzdem bin ich geneigt, anzunehmen, daß man auf dem richtigen Wege ist, wenn man das Peristom als Einteilungsprinzip benutzt, denn man gelangt damit zu ungefähr denselben Verwandtschaftsgruppen, welche man auf vegetative Merkmale gegründet hat. Ich will aber keineswegs behaupten, daß ein „Peristomsystem" das summum bonum ist, ich gebe vielmehr gleich unumwunden zu, daß es noch recht hypothetisch ist.

Verwenden wir es, so könnten wir folgende Einteilung machen:



Dieses System, eine zumal auf Göbels Untersuchungen über die *Archedontei* gegründete Abänderung des Fleischerschen, scheint mir jetzt das beste; es darf jedoch bloß als ein erster Versuch betrachtet werden.

Fangen wir nun unsere Betrachtungen mit der Sektion der

Sphagnales

an. Das wichtigste Merkmal dieser Sektion ist, wie wir schon sahen, das amphiteciale Archespor. Betrachten wir also die Entwickelungsgeschichte des *Sphagnum*-Sporogons.

Wie bei allen übrigen Moosen, entsteht im jungen Sporogon ein Endothecium und ein Amphithecium. Während aber sonst stets das Endothecium durch perikline Teilung in eine äußere Zellschicht, das Archespor, und in einen inneren Strang, die Columella, differenziert wird, bildet sich bei *Sphagnum* das ganze Endothecium zur Columella um, und das Archespor entsteht aus dem Amphithecium.

Im Jahre 1887 wurde die Entwickelung des *Sphagnum*-Sporogons näher von Waldner untersucht, und zwar hauptsächlich an *Sphagnum cymbifolium*, welches seine Geschlechtsorgane im Spätherbst und Winter reift. während die Befruchtung im Frühjahr stattfindet, so daß gegen Ende des Februars die Entwickelung der 2x-Generation schon anfängt. Es stellte sich dabei heraus, daß die Entwickelung des *Sphagnum*-Sporogons die meiste Uebereinstimmung mit der des *Anthoceros*-Sporogons hat, bei welchem das Archespor ebenfalls aus dem Amphithecium entsteht. Während aber bei *Anthoceros* das Archespor infolge des Vorhandenseins einer interkalaren Wachstumszone an der Basis der Columella unbegrenzt weiter wächst, ist es bei *Sphagnum* in seinem Wachstum begrenzt und umgibt domförmig die Columella.

Untenstehende Figuren machen dies nun wohl deutlich.

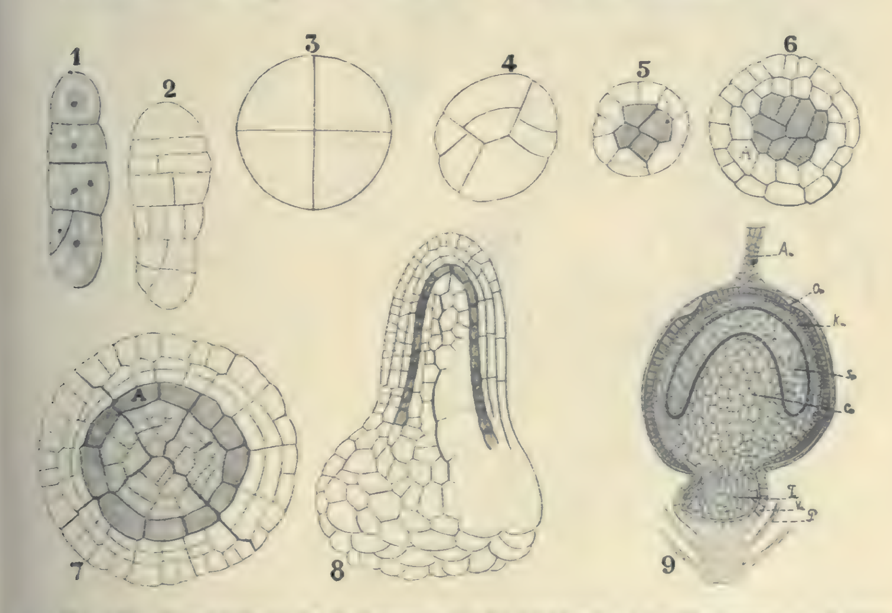


Fig. 142. Entwickelung des Sporogons vom Sphagnum, nach Waldner. 1, 2 Sehr junge Sporogone im Längsschnitt. 3 Querschnitt eines Sporogons, dessen Zellen durch gekreuzte Wände in Quadranten zerlegt worden sind. 4 Erster Anfang der Sonderung in Endothecium und Amphithecium. 5 Endothecium (schraffiert) und Amphithecium gesondert. 6 Das Amphithecium in eine innere Schicht, das spätere Archespor (A), und eine äußere, welche die Kapselwand bilden wird, gesondert. 7 Aelteres Stadium: das Archespor (A) liegt dem Amphithecium angedrückt, die Kapselwand ist dreischichtig geworden. 8 Längsschnitt durch eine junge Kapsel, das glockenförmige Archespor und den angeschwollenen Fuß zeigend. 9 Längsschnitt durch eine weiter entwickelte Kapsel. Aw Archegonienwand. Kw Kapselwand. Sp Sporensack. F Fuß. Va Vaginula. Pe Perichaetiumblätter. Op Operculumgrube.

Die Entwickelung der Sporen ist normal; zwar hat man früher gemeint, daß *Sphagnum* Mikro- und Makrosporen besitze, aber dies beruht auf einem Irrtum; Nawaschin wies nämlich nach, daß die sogenannten Mikrosporen von *Sphagnum* in der Tat die Sporen eines parasitischen Pilzes sind. Die das Archespor umgebende Zellschicht fällt sofort durch ihren Chlorophyllreichtum auf, es ist der sogenannte Sporensack. Der Fuß dringt in die Spitze des Tragastes ein, eine eigentliche Seta wird nicht gebildet, die *Sphagnum*-Kapsel ist also sitzend. Scheinbar ist dies

nicht der Fall, denn die reife *Sphagnum*-Kapsel zeigt einen deutlichen, bisweilen sogar langen Stiel (Fig. 140), dieser Stiel ist aber keine Seta, sondern die Spitze des Tragastes, welche sich oberhalb der Perichaetiumblätter stark verlängert und dieses sogenannte Pseudopodium bildet.

Die reife Kapsel durchbricht das Archegonium, dessen oberer Teil, welcher bei den Moosen die Calyptra bildet, bisweilen etwas mit emporgehoben wird; eine eigentliche Haube bildet sich jedoch nicht aus. Der untere Teil der Archegonienwand bildet mit den peripheren Schichten der Pseudopodiumspitze zusammen die Vaginula.

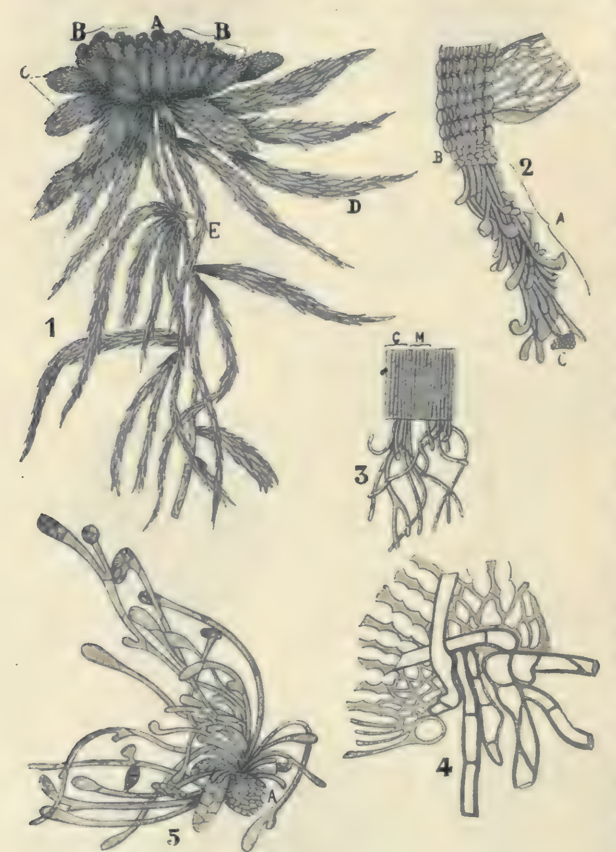


Fig. 143. Bildung von sekundärem Protonema bei Sphagnum nach OEHLMANN. 1 Sphagnum mucronatum. A Terminalknospe. B Aeste der Mittelzone. C Aeste der Peripherie. D Männliche Aeste. E Peitschenförmige, der Wasseraufnahme dienende Aeste. A, B, C Kurztriebe. D, E Langtriebe. 2 Teil eines Kurztriebes von Sph. mucronatum. A Ein durch Abschaben verletztes Bildungsgewebe. B Ein noch an dem Bildungsgewebe verbliebenes Aststück. C Zellflächenanlagen. 3 Astlängsschnitt mit Protonema von Sphagnum falcatum. M Mark. C Chlorophyllhaltige Rinde. 4 Fragment eines basalen Blattteiles von Sph. rufescens, dessen Basalzellen zu Protonema auswachsen. 5 Protonema des Bildungsgewebes von Sph. falcatum. Infolge der Abtrennung vom Mutteraste haben fast alle Fäden des Protonemas Zellfäden gebildet. A Ein kleines Stück des Astes.

Die Kapsel öffnet sich in einfacher Weise mittels eines Operculums, ein Peristom wird nicht gebildet. Das Operculum bildet sich dadurch, daß ein Ring von Epidermiszellen, in einiger Entfernung von dem Scheitel des Peristoms gelegen, weniger schnell zu wachsen anfängt, als die übrigen Zellen, wodurch eine Grube, die Operculumgrube (Fig. 142, 9 Op), gebildet wird. Die in dieser Grube liegenden Zellen vertrocknen und werden leicht zerrissen, worauf das darüber gelegene Stück der Kapselwand als Deckel abfällt.

Die Sporenausstreuung geschieht bei *Sphagnum* in sehr eigentümlicher Weise, indem die Sporen mit einem hörbaren Knall fortgeschleudert werden. Die Ursache dieses Verhaltens wurde von NAWASCHIN entdeckt und in der Flora 1897 beschrieben. Die Columella vertrocknet nach

der Sporenreife, und der früher von ihr eingenommene Platz wird jetzt mit Luft erfüllt. Beim nun folgenden Eintrocknen der Kapsel wird deren Länge nicht verändert, wohl aber ihr Querdurchmesser, die ursprünglich kugelige Kapsel wird infolgedessen ein Zylinder, dessen Höhe dem Radius der ursprünglich kugeligen Kapsel gleich ist. Die notwendige Folge ist eine Kompression der in der Kapsel vorhandenen Luft. Da sich nun weiter der Deckel nicht zusammenzieht, so entsteht eine Spannungsdifferenz in den oberhalb und unterhalb des Operculums gelegenen Teilen der Kapselwand, welche den Deckel absprengt. Dieser wird darauf zusammen mit der Sporenmasse von der komprimierten Luft fortgeschossen wie eine Kugel aus einem pneumatischen Gewehr.

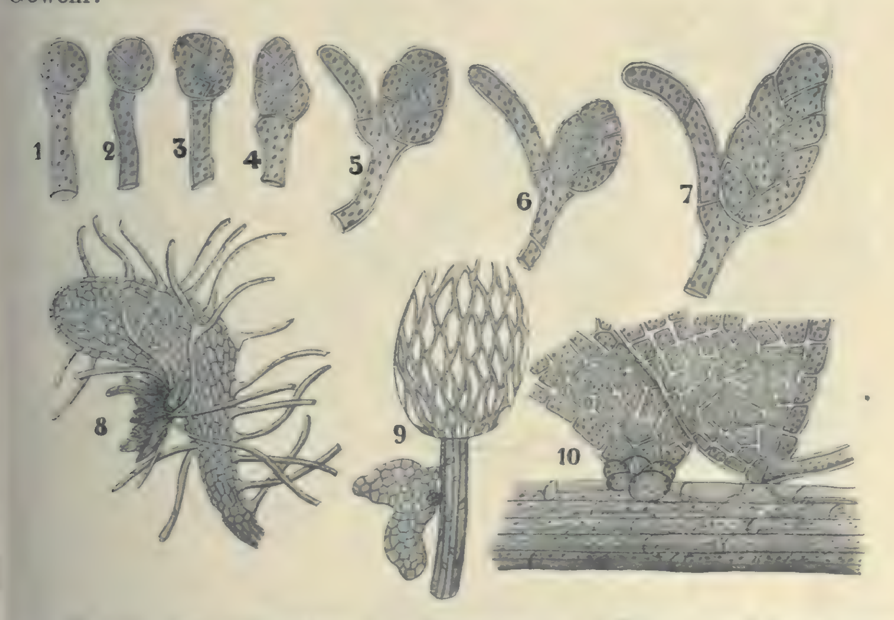


Fig. 144. Nach OEHLMANN. 1—7 Entstehung einer Zellfläche aus Fadenprotonema von Sphagnum mucronatum. 8 Flächenprotonema von Sph. mucronatum, welches wieder Fadenprotonema und links unten eine Sphagnumknospe (Gametophor) gebildet hat. 9 Seitliche Ansicht zweier Flächenprotonemata, aus einer Zellanhäufung eines Langtriebes von Sph. mucronatum hervorgegangen. 10 Flächenprotonemata, aus dem Holzzylinder eines Langtriebes von Sph. falcatum entspringend.

Die Keimung der Sporen führt bei *Sphagnum* nicht zur Bildung eines fadenförmigen, sondern zu der eines plattenförmigen Vorkeimes, welcher auffallend von dem Protonema der *Bryales* verschieden ist, und weit mehr an das der Lebermoose erinnert.

Bis vor kurzem meinte man, daß *Sphagnum* das allen andern Moosen eigene Vermögen, ein sogenanntes sekundäres Protonema zu bilden abginge. Sekundäres Protonema nennt man das Protonema, welches sich an abgebrochenen oder abgeschnittenen Stücken einer Moospflanze bildet, wodurch diese in den Stand gesetzt wird, sich ungeschlechtlich zu vermehren. Die Untersuchungen von OEHLMANN, Vegetative Fortpflanzung der Sphagnaceen, Inaug.-Diss., Freiburg 1898, haben aber die Unrichtigkeit dieser Meinung nachgewiesen.

Es zeigte sich, daß diese falsche Meinung darauf beruhte, daß *Sphagnum* nicht wie manche anderen Moose aus jeder beliebigen Zelle Protonema bilden kann. Bei *Sphagnum* ist nämlich das Vermögen, sekundäres Protonema zu bilden, auf gewisse Zellen beschränkt.

Es stellte sich nämlich heraus, daß in den Kurztrieben der sogenannten Mittelzone (Fig. 143, 1 B) ein ziemlich langes undifferenziertes Gewebe vorhanden ist, das sich über mehrere Internodien erstreckt und im stande ist, sekundäres Protonema zu bilden. Verwundet man dieses Gewebe, sei es durch Abschaben der äußeren Rindenschichten (Fig. 143, 2) oder indem man es durchschneidet (Fig. 143, 3), so wachsen die dort vorhandenen meristematischen Zellen zu sekundärem Protonema aus.

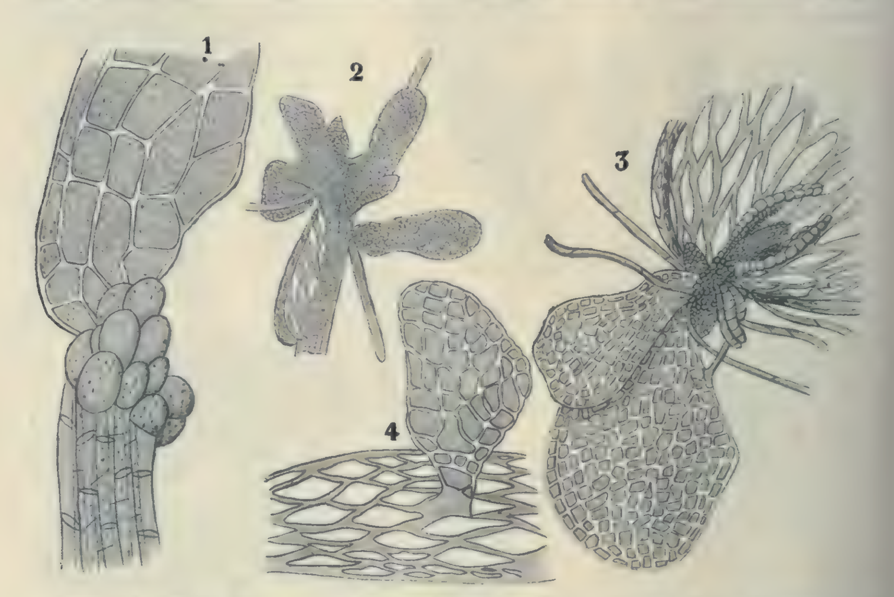


Fig. 145. Nach OEHLMANN. 1 An seinem Vegetationspunkte verletzter Langtrieb von Sph. mucronatum. Alle unverletzten Zellen des Vegetationskegels sind stark angeschwollen, aus einer von ihnen hat sich eine Zellfläche entwickelt. 2 Vegetationspunkt eines Langtriebes von Sph. mucronatum, dessen sämtliche Zellen sich zu Zellflächen umgebildet haben. 3 Teil eines Blattes von Sph. mucronatum, aus dessen Basalzellen Flächenprotonema, Fadenprotonema und „Sphagnumknospen" entstanden sind. 4 Oberer Blattteil von Sph. rufescens, an dessen unterer Abtrennungsstelle eine chlorophyllhaltige Zelle zu Flächenprotonema ausgewachsen ist.

Dieses Protonema ist zunächst fadenförmig (Fig. 143, 2, 3), bildet aber schließlich die für *Sphagnum* normalen flachen Scheiben (Fig. 143, 5).

Die Entstehung der Scheibenform beruht stets auf der Bildung einer sehr schiefen Wand in einer etwas angeschwollenen Protonemazelle (Fig. 144, 1), der sich bald eine zweite ungefähr rechtwinklige ansetzt (Fig. 144, 2). Dadurch entsteht eine zweischneidige Scheitelzelle, aus deren Segmenten die Scheibe aufgebaut wird.

Wann die Fadenform des Protonemas aufhört und die Bildung von Flächenprotonema anfängt, hängt von der Lichtintensität ab; in hellem Lichte kann sogar sofort Flächenprotonema auftreten (Fig. 144, 9, 10). Auch wenn das Protonema aus der Spore hervorgeht und also nicht sekundäres, sondern primäres Protonema ist, hängt es von der Licht-

intensität ab, ob das Protonema direkt scheibenförmig oder zunächst fadenförmig wird.

Wir sahen oben, daß die Bildung von sekundärem Protonema auf gewisse Zellen bei *Sphagnum* beschränkt ist und daß zumal die meristematische Zone der Kurztriebe der Mittelzone in dieser Hinsicht bevorzugt wird. Jedoch sind auch andere Zellen dazu im stande, z. B. die Basis der Blätter (Fig. 143, 4), der Holzzylinder von Längstrieben (Fig. 144, 10) etc., und es fragt sich sogar, ob nicht vielleicht schließlich doch unter bis jetzt allerdings noch nicht realisierbaren, besonders günstigen Bedingungen alle Zellen der *Sphagnum*-Pflanze dazu im stande seien. Wohl sicher sind alle meristematischen Zellen, z. B. die des Vegetationspunktes, dazu im stande, wie Fig. 145, 1 zeigt.



Fig. 146. Nach OEHLMANN. 1 Anlage von Knospen an einem Astfragmente von Sph. falcatum. 2 Oberer Teil eines Langtriebes von Sph. falcatum, dessen Vegetationskegel abgestorben ist. Die unter letzterem befindlichen Zellen sind im Begriff zu vegetativen Organen auszuwachsen. 3 Blatt von Sph. rufescens mit junger Pflanze und Protonema, welche aus den Basalzellen des Blattes hervorgehen. 4 Knospenanlage aus einer alten Zellfläche. 5 Knospe, Zellfläche und Protonema von einem Blatte von Sph. rufescens, aus dessen Basalzellen sie hervorgegangen waren, abgetrennt.

Auch gelang es schon, nicht nur aus den Basalzellen der Blätter, sondern auch aus einer gewöhnlichen chlorophyllhaltigen Zelle im oberen Teile des Blattes Flächenprotonema zu gewinnen (Fig. 145, 4).

Selbstverständlich ist dieses Vermögen verletzter *Sphagnum*-Teile, Protonema zu bilden, ein Mittel, wodurch diese Pflanze sich ungeschlechtlich vermehren kann, und damit ist ihre Fähigkeit zur ungeschlechtlichen Vermehrung noch keineswegs erschöpft. Im Gegenteil kann *Sphagnum* auf den verschiedensten Organen unmittelbar neue *Sphagnum*-Knospen bilden (Fig. 146), welche man also mit Recht Brutknospen nennen kann. Diese Pflanze kann sich also, im Gegensatz zu der früheren Meinung, sehr ausgiebig ungeschlechtlich vermehren, eine Eigenschaft, welche ihr, die nur selten fruktifiziert, sehr zu statten kommt.

Wir sahen also, daß *Sphagnum* sowohl primäres wie sekundäres Protonema bilden kann. Aus beiden entsteht die *Sphagnum*-Knospe in gleicher Weise. Verfolgen wir also die Entwickelung an primärem, aus der Spore hervorgegangenem Protonema. Bei starker Lichtintensität ist dieses Protonema flächenförmig (Fig. 147, 1), bei schwacher fadenförmig (Fig. 147, 2).

An dem Protonema entsteht die Knospe in derselben Weise wie bei dem Moosprothallium durch Anlage einer Scheitelzelle in einer der Zellen. Das daraus gebildete Gametophor, die *Sphagnum*-Pflanze, besitzt die Eigentümlichkeit, bevor sie zur Bildung ihrer normalen Blätter schreitet, einige einfachere Blätter zu bilden, welche man wohl mit

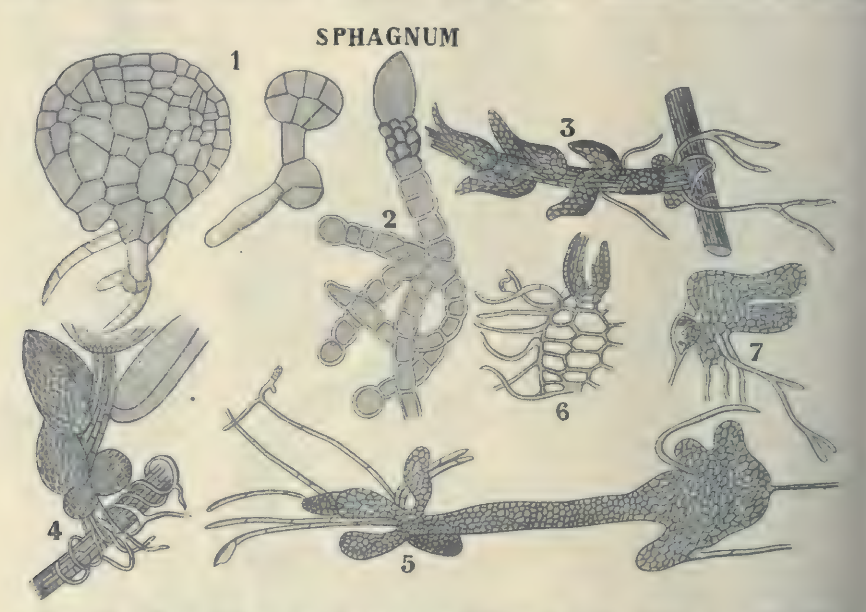


Fig. 147. Entwickelung der Sphagnum-Pflanze aus der Spore. 1 nach GÖBEL, 2—5 nach OEHLMANN. 1 Normales Flächenprotonema, bei normal starker Lichtintensität gebildet. 2 Protonema von Sph. mucronatum, nachdem es 3 Monate hindurch einem sehr schwachen Lichte ausgesetzt war. Sämtliche Zellen besitzen wenig Chlorophyll. 3 Junge, 4 Monate alte Pflanze, mittels Haftwürzelchen einem Stengelfragmente derselben Art aufsitzend. 4 Eine junge Pflanze mit den beiden primären Rudimentärblättern noch an ihrer Basis. 5 Ein durch Einwirkung schwachen und dann kurz gesteigerten Lichtes entstandener Vorkeim von Sph. mucronatum. 6 Basalstück eines Protonemas mit Knospe (nach SCHIMPER). 7 Protonema mit Knospe (nach HOFMEISTER).

Kotyledonen verglichen hat. Ihre ersten Rhizoide verwenden solche junge Pflänzchen oft zum Umschlingen von Aesten älterer *Sphagnum*-Pflanzen, zwischen denen die Sporen gekeimt waren (Fig. 147, 4).

Betrachten wir jetzt einmal die erwachsene *Sphagnum*-Pflanze.

Sphagnum ist das einzige Genus der *Sphagnales*; es ist in Hunderten von Arten über die ganze Welt verbreitet. Die Individuen kommen in stets von unten absterbenden Rasen an feuchten und moorigen Stellen vor, an letzteren sogar in so großer Zahl, daß sie in fossilem Zustande den *Sphagnum*-Torf bilden. Sie leiten die Bildung des Hochmoores ein und bilden eine feuchte Unterlage, in welcher manche interessante Phanerogame unserer Flora zur Entwickelung gelangt, wie *Vaccinium*

oxycoccus, Narthecium ossifragum, Scheuchzeria palustris, Drosera anglica etc. Die *Sphagnen* sind in hohem Grade kalkscheu, und man hat sogar gemeint, daß *Sphagnum* in kalkhaltigem Wasser nicht leben könne. Versuche aber haben gelehrt, daß dies wohl möglich ist in Reinkulturen, wo man jeglichen Konkurrenten ausschließt. Kultiviert man sie aber unter solchen Bedingungen nicht rein, so wird sie bald von anderen Moosen überwachsen und erstickt.

Die von unten her absterbenden, lockeren, meist gelblich oder graulich gefärbten *Sphagnum*-Polster, welche nur an den Astspitzen grün sind und das Wasser wie ein Schwamm festhalten, sind wohl einem jeden bekannt. Nachdem sie ausgepreßt sind, bekommen sie hellgelbe Farbe, und werden dann in unseren Gewächshäusern als Substrat zur Kultur mancher E p i p h y t e n, z. B. von *Orchideen*, benutzt.

Die Quantität Wasser, welche von einem *Sphagnum*-Rasen festgehalten werden kann, ist auffallend groß, und dieses Aufsaugungsvermögen wird durch die eigentümliche Struktur des Stammes und zumal der Blätter verursacht. Betrachten wir diese also einmal, wobei ich mich hauptsächlich auf LIMPRICHTS Beschreibung stütze.

Am Stengel einer typischen *Sphagnum*-Pflanze, welche der Rhizoide entbehrt, da diese bloß bei der jungen Pflanze vorhanden sind, und welche also ganz auf das wasseraufsaugende Vermögen ihrer Zellen angewiesen ist, finden wir folgende Struktur. Es lassen sich drei Schichten unterscheiden, nämlich ein zentraler Gewebestrang, die M a r k s c h i c h t genannt, welche dem G r u n d g e w e b e der andern Moose homolog ist und aus farblosem, auf dem Querschnitt kollenchymatisch verdicktem langgestrecktem Parenchym besteht. Gegen das Zentrum zu nehmen diese Zellen öfters im Durchmesser zu und sterben bisweilen ab. Von einem zentralen wasserleitenden Gewebe, wie dieses bei vielen Bryalen vorkommt, ist keine Spur vorhanden.

Nach außen zu geht dieses zentrale Gewebe allmählich in den sogenannten H o l z z y l i n d e r über, welche der R i n d e n s c h i c h t der übrigen Moose homolog ist und so wie diese dem Stämmchen die nötige Festigkeit verleiht. Sie besteht aus engen, dickwandigen, gefärbten Prosenchymzellen, welche nach außen zu meistens scharf vom sogenannten R i n d e n p a r e n c h y m der A u ß e n r i n d e getrennt sind. Die Längswände der Zellen des Holzzylinders und vielfach auch die der Markschicht angehörigen Zellen weisen bei allen Arten einfache Tüpfelbildungen auf; diese Querwände der Mark- und der Außenrindenzellen sind vielfach gefaltet und besitzen bisweilen siebartig verdünnte Stellen.

Die schwammartige Außenrinde besteht aus 1—5 Schichten von meistens weiten, dünnwandigen, farblosen Zellen, deren Energiden meistens vollkommen verschwunden sind. Sie besitzen bei den meisten Arten durch Resorption entstandene Löcher in den Zellwänden, welche überdies öfters das Kollabieren verhindernde Ring- oder Spiralverdickungen zeigen. Infolgedessen entsteht ein System von Kapillaren, das leicht Wasser aufsaugt, da die Außenwände der Rindenschicht ebenfalls perforiert sind (Fig. 148, 3, 4). Ursprünglich ist die Außenrinde einschichtig, erst später finden eine oder mehrere tangentiale Teilungen statt, wodurch sie mehrschichtig wird, die Löcher werden gebildet, und die Zellen sterben ab.

Nur einzelne Arten, z. B. *Sph. cuspidatum collectivum*, bleiben auf einem niedrigen Entwickelungsstadium stehen, indem die Zellen keine Perforationen aufweisen, am Leben bleiben und ihr Chlorophyll behalten.

Schon bei schwacher Vergrößerung sind denn auch die hierhergehörigen Arten an ihrer grünen Rinde zu erkennen.

Bei den Formen mit toter Rinde haben entweder die Epidermiszellen, wie man die periphere Schicht der Außenrinde nennen kann, mehrere große Löcher zur Aufnahme des Wassers (Fig. 148, 3) oder nur ein einziges Loch nahe der Spitze der Zelle (Fig. 148, 4). Die Außenrinde der Aestchen besteht meistens nur aus einer, selten aus 2 Zellschichten.

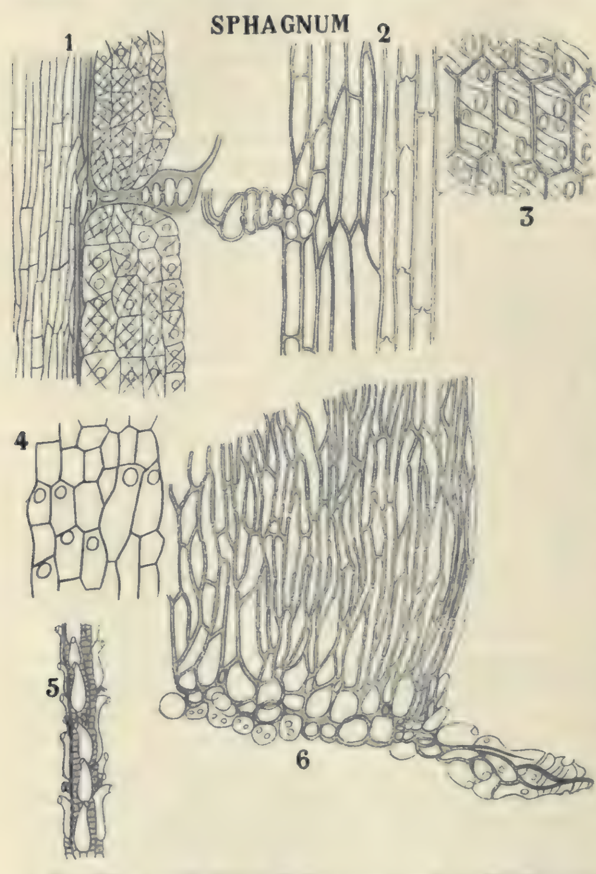


Fig. 148. Anatomie von Sphagnum, nach LIMPRICHT und SCHIMPER. 1 Längsschnitt von Sph. medium LIMPR. Links die Markschicht, rechts daran schließend der dunkel gehaltene Holzzylinder, auf welchem ein Blatt inseriert ist; ganz rechts die vierschichtige Außenrinde. 2 Holzzylinder und Markschicht von Sph. riparium LONGSTR. stärker vergrößert. 3 Die periphere Schicht der Außenrinde von Sph. cymbifolium EHRH., von außen betrachtet. 4 Dieselbe vom Sph. Girgensohnii roseum LIMPR. 5 Stück eines Zweiges von Sph. acutifolium EHRH. mit Ampullen. 6 Blatt vom Sph. Girgenshonii roseum LIMPR. mit Blattohr.

Bei allen Arten, mit Ausnahme der der *Cymbifolium*-Gruppe angehörigen, tragen die Zweige — der Hauptstengel nicht — an den Insertionsstellen der Blätter große retortenförmige Zellen oder Ampullen (Fig. 148, 5) mit einer großen Oeffnung an der Spitze des Halses, während die Außenwände der übrigen Rindenzellen nicht perforiert sind. Die anderen Wände aber weisen bei allen Arten mit poröser Stengelrinde Durchbrechungen auf. Die Stengelblätter sind auf dem Holzzylinder inseriert (Fig. 148, 1, 2), was bei den Formen mit poröser Rinde besonders deutlich zu sehen ist.

Bei den meisten Arten ist also schon der Stengel besonders geeignet, auch ohne Leitbündel Wasser aufzusaugen, bei allen Arten sind die Blätter, welche in Gegensatz zu denen der Moose keine Mittelrippen haben, dazu im stande.

Es bleibt nämlich im *Sphagnum*-Blatte nur ein Teil der Blattzellen lebendig; ein anderer Teil stirbt ab und weist Membranlöcher auf wie die Zellen der porösen Stengelrinde. Auch die perforierten Zellen der Blattöhrchen (Fig. 148, 6) sind beim Wasseraufsaugen behilflich.

Das *Sphagnum*-Blatt wächst mittels einer zweischneidigen Scheitelzelle (Fig. 149, 1, 2), welche abwechselnd links und rechts Segmente abschneidet, es ist also bloß eine Zellschicht dick und besteht zunächst nur aus einerlei Art von Zellen. Bei etwas älteren Blättern (Fig. 149, 3) sehen wir aber gegen die Basis hin bereits eine Differenzierung in schmale grüne und breite farblose Zellen eintreten, von denen letztere tot und perforiert sind, während die leere Zellwand durch Membranverdickungen gegen Kollabieren geschützt wird. Die hyalinen Zellen entstehen, wie Fig. 149, 5 zeigt, durch Teilung der ursprünglichen Blattzellen in der Weise, daß aus einer jeden von ihnen eine hyaline und 2 grüne, photosynthesierende Zellen hervorgehen. Die ursprünglichen Blattzellen haben nämlich die Form eines Parallelogramms. Zunächst

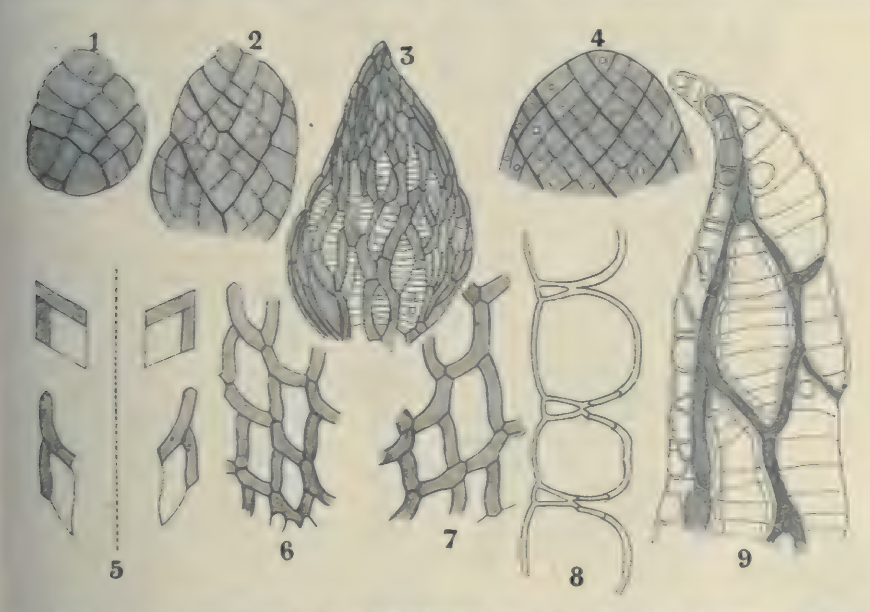


Fig. 149. Entwickelung des Sphagnum-Blattes nach C. MÜLLER. Erklärung im Text.

wird nun in geringer Entfernung von der längsten Wand dieses Parallelogramms eine dieser parallele Wand gebildet, wodurch eine schmale grüne Zelle abgeschnitten wird; darauf entsteht eine der kurzen nach außen gekehrten Seite der ursprünglichen Zelle parallele Wand, und so bildet sich ein Netzwerk von grünen Zellen, in dem die Maschen von den farblosen Zellen eingenommen werden.

Die Verzweigung der *Sphagnum*-Pflanze findet in sehr regelmäßiger Weise statt; neben jedem vierten Blatte entsteht nämlich ein Seitenzweig, welcher sich alsbald büschelig verzweigt; von diesen Zweiglein stehen einige ab, andere hängen herunter.

Die männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane stehen auf verschiedenen oder auf denselben Exemplaren, aber auch im ersteren Falle in gesonderten Andröcien und Gynöcien. Die Gynöcien bieten nichts Besonderes, die Archegonien auch nicht, und da wir die Entwickelung des

Sporogons schon besprochen haben, können wir uns jetzt gleich den Andröcien zuwenden.

Bei vielen *Sphagnen*, z. B. bei dem abgebildeten *Sph. acutifolium*, sind die männlichen Zweige, die Andröcien, durch ihre von der der gewöhnlichen Zweige abweichende Form und durch ihre meist dunkelgrüne, rote oder braune Farbe leicht aufzufinden.

Die Antheridien sind rund, langgestielt und stehen stets einzeln, seitlich von ihrem Tragblatt (Fig. 150, 5), sie öffnen sich an der Spitze, und die dabei entstehenden Klappen krümmen sich zurück (Fig. 150, 7). Die Stellung der Antheridien ist also auf den ersten Blick befremdlich, da bei allen anderen Moosen, mit Ausnahme der *Polytricheen*, das erste Antheridium aus der Scheitelzelle eines Zweiges entsteht, während hier die Antheridien seitlich an der Zweigachse stehen.



Fig. 150. Analyse vom Sphagnum acutifolium, nach Luerssen. 1 Teil eines Gametöcien tragenden Stengels. ♂ Andröcien. ♀ Gynöcien. 2 Teil des Zellnetzes des Blattes, die schmalen Chlorocysten und die großen Hyalocysten zeigend. 3 Blattquerschnitt. 4 Querschnitt durch den Stengel; von außen nach innen: die poröse Rinde, den Holzzylinder und das Mark zeigend. 5 Androecium nach teilweiser Entfernung der Deckblätter, wodurch die Antheridien bloßgelegt worden sind. 6 Gynoecium mit entwickeltem, sitzendem Sporogon, welches die Archegonienwand durchbrochen hat. Zwischen der Kapsel und der scheinbaren Seta ist denn auch die Vaginula sichtbar, der Stiel ist das verlängerte Stengelstück oberhalb der Perichaetiumblätter, das sogenannte Pseudopodium. 7 Geöffnetes Antheridium, 8 Spermatiden und ein Spermatozoon.

Leitgeb wies aber nach, daß das Antheridium von *Sphagnum* die Stelle einnimmt, welche sonst von der Initiale eines Seitenzweiges eingenommen wird, so daß man sagen kann, daß hier die Scheitelzelle des Zweiges schon im embryonalen Zustande zum Antheridium umgebildet wird. Betrachten wir jetzt einmal die zweite Sektion der Laubmoose, die der

Andreaeales.

Oberflächlich betrachtet, zeigen sie mit den *Sphagnales* manche Uebereinstimmung. So fehlt auch ihnen das Peristom, auch ihre Kapsel ist sitzend und die scheinbare Seta ein Pseudopodium, auch ihnen fehlt

im Stengel ein Zentralstrang und auch bei ihnen überdeckt das Archespor glockenförmig die Columella. Der Ursprung des Archespors ist aber ein ganz anderer; so wie bei allen übrigen Moosen entsteht es auch hier aus dem Endothecium, während es bei *Sphagnum* aus dem Amphithecium hervorgeht.

Während also *Sphagnum* durch den Ursprung seines Archespors an *Anthoceros* und demnach an die Lebermoose erinnert, erinnert *Andreaea* an diese Gruppe durch das sonst bei Moosen nie vorkommende

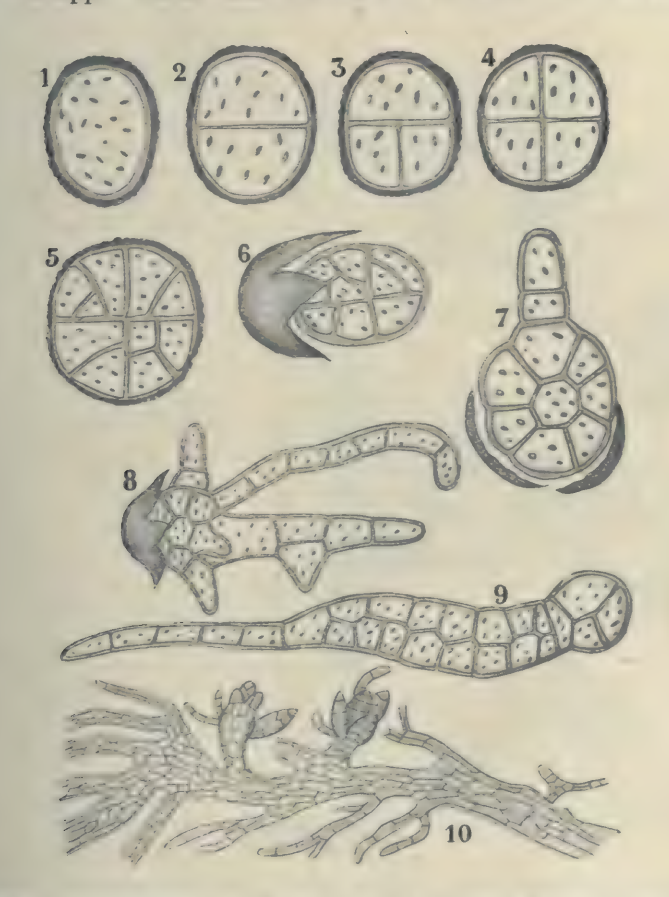


Fig. 151. Sporenkeimung von Andreaea petrophila EHRH., nach KÜHN und BERGGREN.[1]

Aufspringen ihrer Kapsel mittels 4 Längsspalten (Fig. 154), ja es gibt sogar Formen darunter, deren Kapsel ganz wie bei vielen Lebermoosen mittels 4 Klappen aufspringt. Meistens aber bleiben die Klappen an der Spitze vereint. Auch in den öfters bandförmigen Protonemen (Fig. 151, 10) erinnert *Andreaea* an die Lebermoose; als ein Zeichen von Verwandtschaft möchte ich aber diese Uebereinstimmung nicht auffassen, vielmehr mit GÖBEL darin eine Anpassung des Protonemas an das Vorkommen auf Felsblöcken erblicken, wo seine flache Gestalt die Anheftung befördert und die Aufnahme von Feuchtigkeit erleichtert. Die *Andreaeales*

sind wie die *Sphagnales* monogenerisch, indem nur *Andreaea*-Arten bekannt sind.

Es sind dies gewöhnlich in Rasen, auf kalkfreiem Gestein, meistens auf Urgestein wachsende, kleine Moose von dunkelbrauner Farbe. Meistens sind sie ein-, bisweilen zweihäusig. Sie sind streng akrogyn und akrandrisch, da sowohl das erste Archegon wie das erste Antheridium aus der Scheitelzelle entsteht. Die hierher gehörigen Arten sind über die ganze Welt verbreitet, kommen jedoch in den Tropen bloß auf hohen Bergen vor. In den Niederlanden sind sie sehr selten und nur sehr vereinzelt auf erratischen vom Norden gekommenen Blöcken anzutreffen; in der arktischen Zone leben sie auch wohl am Boden. Mehr als 100 Arten sind bekannt, von denen einige Blätter mit, andere solche ohne Mittelnerven haben.

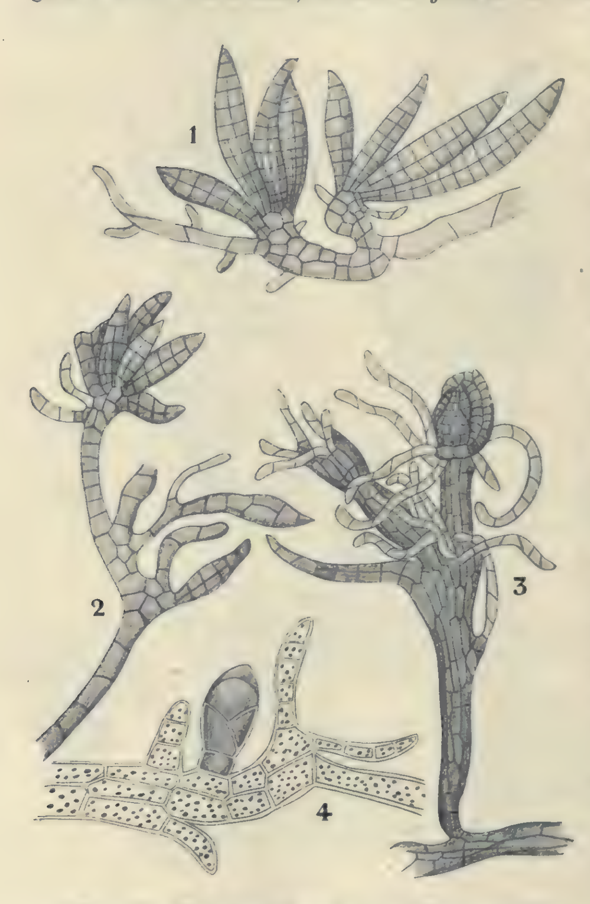


Fig. 152. Protonemabäumchen und Protonemablätter bei Andreaea, nach KÜHN und BERGGREN. 1 Andreaea Blyttii. 2—4 Andreaea petrophila EHRH.

Gehen wir bei unseren Betrachtungen von der Spore aus. Bei der Keimung entsteht nicht, wie sonst bei den Laubmoosen üblich, ein Zellfaden, sondern eine Zellplatte.

Diese Zellplatte bildet sich innerhalb der Sporenmembran (Fig. 151, 1—5), welche letztere sie schließlich zersprengt (Fig. 151, 6—8). Gewisse Randzellen dieser Zellplatte wachsen dann zu Fäden aus (Fig. 151, 7, 8), die sich durch quer-, schief- und längsgerichtete Wände teilen, und überall, wo das Protonema dem Gestein anliegt, verlängern sie sich zu gelappten, bandförmigen Gewebeplatten (Fig. 151, 10), welche das Protonema dem Felsblock fest anheften.

Außer dieser Form kann aber der Vorkeim von *Andreaea* auch die Gestalt von sogenannten Protonemabäumchen annehmen (Fig. 152, 3), d. h. es erheben sich orthotrope, mehr oder weniger runde, radiär verzweigte Protonemasprosse vom Substrat, und in anderen Fällen kann das Protonema sogar blattartige Zweige, sogenannte Protonemablätter, (Fig. 152, 1), bilden.

Schließlich bildet sich, wie bei allen Moosen, am Protonema eine dreiseitige, zur Scheitelzelle des Gametophors, des *Andreaea*-Pflänzchens

also, werdende Zelle aus. Sie bildet diesen Gametophor, sowie dessen Blätter.

Während nun bei den Moosen das Blatt normal mittels einer zweischneidigen Scheitelzelle wächst, bildet *Andreaea* und, wie wir gesehen haben, *Buxbaumia* in dieser Hinsicht eine Ausnahme.

Bei *Andreaea* gibt es nämlich Arten, deren Blätter mit einer einschneidigen, an die Scheitelzelle der Algen erinnernden Initiale wachsen,

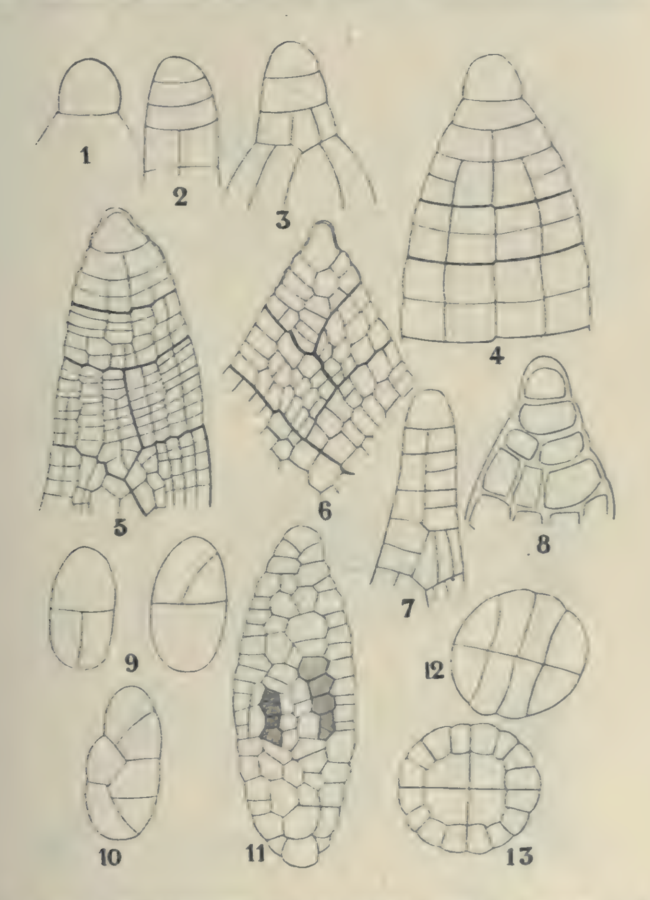


Fig. 153. 1—8 Blattentwickelung bei Andreaea, nach C. MÜLLER. 1—5 Andreaea petrophila EHRH. mit einschneidiger Scheitelzelle. 6—8 Andreaea alpina HEDW. 6 Spitze eines Perichätialblattes mit zweischneidiger Scheitelzelle. 7, 8 Blattspitzen mit einschneidiger Scheitelzelle. 9—13 Erste Stadien der Sporogonentwickelung, nach WALDNER. 9 Zwei Ansichten eines sehr jungen Embryos von A. crassinerva. 10 Ein etwas älteres Embryo von A. petrophila. 11 Aelteres Embryo, die ersten Archesporzellen zeigend. 12, 13 Querschnitte junger Embryonen.

d. h. die Scheitelzelle bildet bloß die Querwände, die Längswände treten erst später auf (Fig. 153, 1—5). Wären die Längswände also nicht aufgetreten, dann würde die Scheitelzelle nur einen Zellfaden gebildet haben. Dies ist z. B. bei *Andreaea rupestris* der Fall. Bei *A. petrophila* zeigen einige Blätter den Wachstumsmodus von *A. rupestris*,

andere wachsen mit einer zweischneidigen Scheitelzelle, während wieder andere *Andreaea*-Arten an sämtlichen Blättern eine zweischneidige Scheitelzelle aufweisen.

Daß Archegonien und Antheridien an der Spitze des Stengels stehen, haben wir schon gesehen, auch daß das Archespor aus dem Endothecium hervorgeht und nicht von der Columella durchbohrt wird. Letztere Eigentümlichkeit, ferner das Fehlen eines Luftsackes und eines Peristoms, ebenso wie das eines Deckels unterscheiden

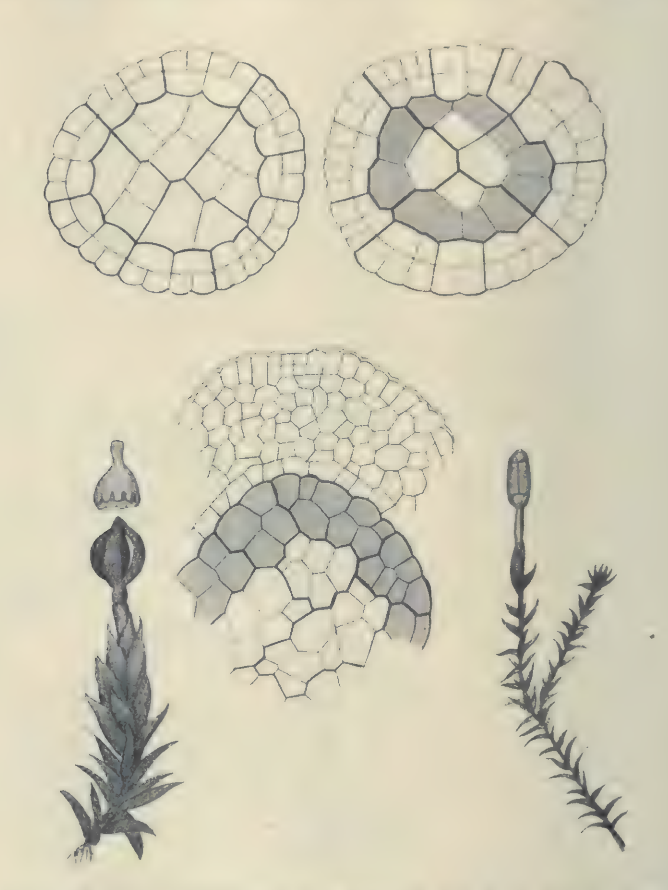


Fig. 154. Archesporentwickelung und Habitus von Andreaea, nach WALDNER, GÖBEL und CAMPBELL.

Andreaea von den *Bryales*. Obenstehende Figuren machen dies wohl deutlich.

Eine Calyptra wird, so wie bei den anderen Moosen, emporgehoben und krönt die Kapsel kapuzenförmig. Bei trockenem Wetter stehen die Klappen der schizocarp aufspringenden Kapsel gespreizt, an ihren Innenseiten klebt die Sporenmasse, welche nun austrocknet und allmählich zerstäubt; bei feuchtem Wetter schließt sich die Kapsel wieder.

Es bleibt nun, bevor wir zu den eigentlichen *Bryales* übergehen, noch die kleine Sektion der

Archidiales

zu besprechen übrig. Sie sind zumal durch das Fehlen einer Columella charakterisiert.

Es sind kleine, gesellig wachsende Moose, welche, sämtlich dem Genus *Archidium* angehörig, meistens durch ihr unterirdisches Protonema und dessen Sprosse perennieren.

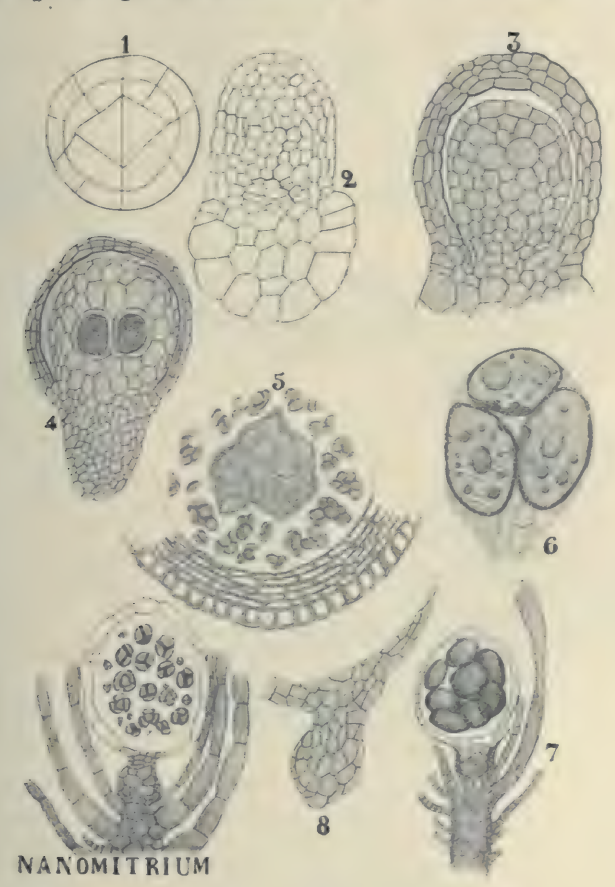


Fig. 155. 1—8 Sporogonentwickelung von Archidium, nach LEITGEB, GÖBEL und CAMPBELL. 9 Kapsel von Nanomitrium.

Untersucht man eine reife Kapsel (Fig. 155, 7), so meint man, mit der denkbar einfachsten 2x-Generation zu tun zu haben. Es ist nämlich keine Spur einer Columella vorhanden, und die sitzende Kapsel durchbricht die Archegonienwand, ohne deren oberen Teil als Haube emporzuheben. Außer an ihrer Basis besteht diese Wand nur aus einer einzigen Zellenschicht und ist ganz mit 4—28, meistens mit 16—20 großen Sporen gefüllt.

Die reife 2x-Generation würde uns also dazu verführen, das kleine Moos als ein sehr primitives zu betrachten, aber die Entwickelungsgeschichte lehrt uns, daß wir es vielmehr mit einer reduzierten *Bryale* zu tun haben.

Es stellt sich nämlich heraus, daß sowohl ein Endothecium wie ein Amphithecium angelegt wird, und daß die Sporen, ebenso wie bei den übrigen Moosen, aus dem Endothecium hervorgehen. Dennoch gibt es wichtige Differenzen. Das Endothecium besteht nämlich nicht, wie bei anderen Moosen, im Querschnitt aus 4 Zellen, sondern aus 2 dreieckigen, aneinandergeschmiegten (Fig. 155, 1). Auch wird im Endothecium kein Archespor und keine Columella voneinander gesondert, sondern jede Zelle des später vielzelligen Endotheciums kann zur Sporenmutterzelle

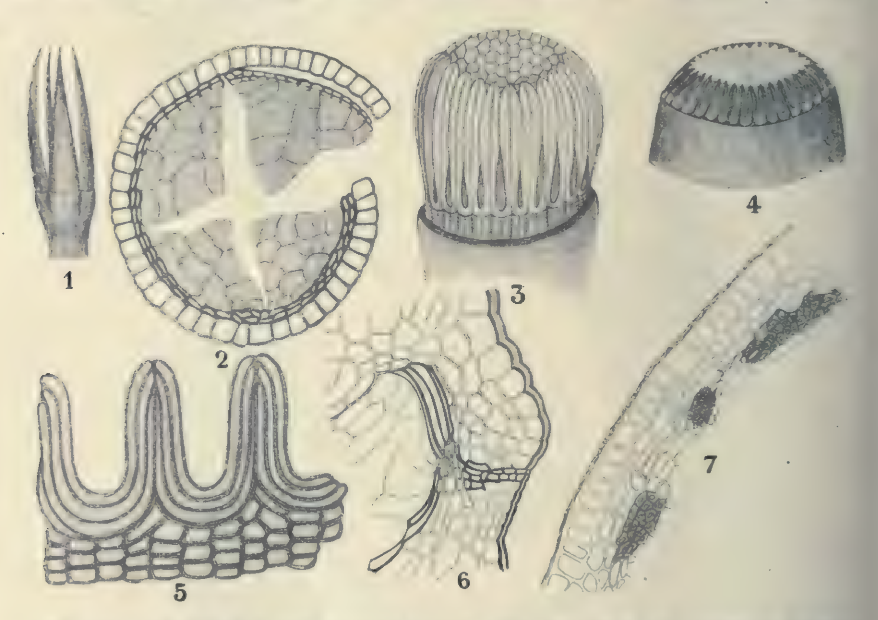


Fig. 156. Peristomtypen der Archidonten, nach SCHIMPER und LANTZIUS-BENINGA. 1, 2 Peristomzähne von Tetraphis, 3 von Catharinea, 4, 5 von Polytrichum. 6 Längsschnitt des oberen Kapselteiles von Polytrichum. 7 Querschnitt des oberen Kapselteiles von Polytrichum.

werden (Fig. 155, 4). Das ganze Endothecium ist also fertil, während bei den übrigen Moosen ein Teil, die Columella, steril bleibt. Jedoch wissen wir aus den Untersuchungen von LANTZIUS-BENINGA, daß bei *Barbula subulata*, und aus denen von KIENITZ-GERLOFF, daß bei einer *Bryum*-Art die Columella zum Teil zur Sporenbildung verwendet werden kann, d. h. partiell fertil wird. Diese Fälle sind nicht zu verwechseln mit solchen, wie der von *Nanomitrium* (Fig. 155), wo die Columella normal gebildet, aber später resorbiert wird.

Eine weitere Uebereinstimmung mit den *Bryalen* besteht darin, daß das Amphithecium später dreischichtig wird, und daß zwischen der 2. und 3. Schicht ein Intercellularraum, ein Luftsack, entsteht, welcher sich aber hier auch über die Spitze des Endotheciums erstreckt.

Die fertil gewordenen Zellen des Endotheciums verdrängen die anderen (Fig. 155, 5) und saugen diese aus; auch werden, mit Ausnahme der an der Basis gelegenen, die beiden inneren Zellschichten des Amphitheciums resorbiert, so daß die Kapselwand in reifem Zustande einschichtig ist.



Fig. 157. Peristome verschiedener Schizodonten, nach LANTZIUS-BENINGA. 1 Cinclidotus riparius HORT. mit gitterförmig verbundenen Fäden. 2 Barbula ruralis. 3 Barbula canescens mit hoher Basilarmembran. 4 Racomitrium canescens, aus Cilien bestehend. 5 Fissidens adiantoides HEDW. mit gerippten und vertikal gestreiften Zähnen. 6 Orthotrichum stramineum HORNSCH., die Zähne des äußeren und die Cilien des inneren Peristoms zeigend. 7 Tayloria splachnoides SCHL. in trockenem Zustande. 8 Fontinalis antipyretica L., das innere Peristom als kegelförmiger Streuapparat entwickelt. 9 Mnium intermedium SCH. Inneres Peristom auf der kielfaltigen Basilarmembran, zwei durchbrochene Fortsätze, dazwischen die Cilien. 10 Buxbaumia aphylla HALL. Membranartiges inneres Peristom. 11 Funaria hygrometrica, je zwei Zähne und Cilien (den achten Teil des ganzen Peristoms) zeigend.

Summa summarum ist also *Archidium* wohl am besten als eine reduzierte *Bryale* zu betrachten. So sind wir denn bei der großen Sektion der

Bryales

angelangt, von welcher wir *Buxbaumia* bereits besprochen haben.

Wie wir sahen, zerfallen sie in zwei große Gruppen, in die der *Archidonten* (Fig. 156), bei welchen die Peristomzähne aus ganzen Zellen bestehen, und die der *Schizodonten* (Fig. 157), bei denen das Peristom aus Zellwandstücken besteht.

Wir wollen also unsere Besprechungen mit der Gruppe der *Archidonten* anfangen.

Sechszehnte Vorlesung.

Die Archidonten.

Zu den *Archidonten* gehören zweifellos die höchststehenden Repräsentanten der Mooswelt; wir dürfen diese Gruppe also nicht als eine archäische betrachten, nicht von ihr die übrigen Moose, wir müssen vielmehr die *Schizodonten* und *Archidonten* von gemeinsamen Ahnen her-

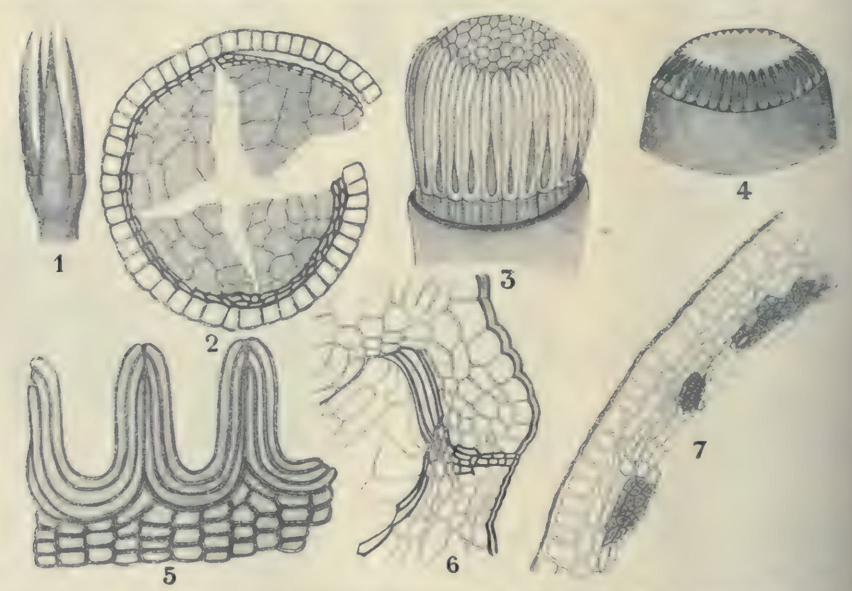


Fig. 158. Peristomtypen von Archidonten, nach SCHIMPER und LANTZIUS-BENINGA.

leiten. Zweifellos müssen nun von den *Archidonten* die *Dawsonoideae* als die nächsten Verwandten der *Schizodonten* betrachtet werden, und wir wollen, da sie in vielen Hinsichten die primitivsten der *Archidonten* sind, diese Gruppe zunächst betrachten.

Dawsonioideae.

Zu dieser Gruppe möchte ich zwei Familien, nämlich die der *Dawsoniaceae* und die der *Lyelliaceae*, rechnen, welchen nur je ein Genus, nämlich *Dawsonia* und *Lyellia*, angehören.

Die Gattung

Dawsonia

ist fast ausschließlich australisch; ein paar Arten sind in Neu-Guinea angetroffen worden, während GEHEEB eine Art aus Borneo erwähnt. Letzteres Vorkommen ist interessant, weil die Lebewelt Borneos sonst sehr scharf von jener der australischen Zone getrennt ist.

Die *Dawsonien* (Fig. 159, 1, 2) sind Pflanzen vom Habitus eines *Polytrichum* und können wahre Riesen werden; so hat GÖBEL Stämmchen gemessen von vielleicht 20 Jahre alter *Dawsonia superba*, welche fast ein halbes Meter lang waren.

Selbstverständlich brauchen so große Moose bessere Befestigung und bessere Wasserzufuhr als die kleineren Moose.

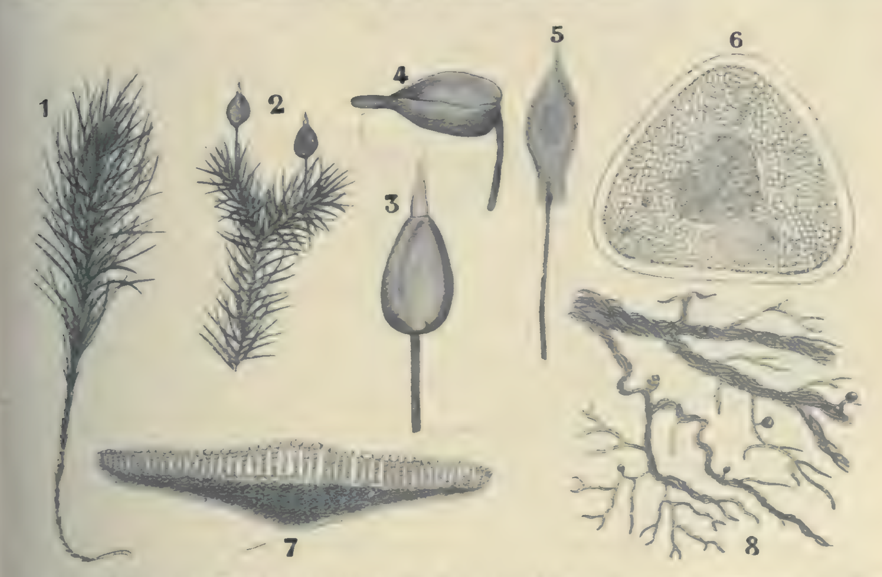


Fig. 159. Dawsonia superba R. BR. 1 Habitusbild, nach BROTHERUS. 2 Verzweigtes Exemplar mit zwei jungen, noch unreifen und deshalb noch aufrechten Sporogonen. 3 Junges, noch aufrechtes Sporogon von der flachen Seite. 4 Entwickeltes Sporogon, alle nach GÖBEL. 5 Kapsel mit Calyptra von Dawsonia polytrichoides, nach BROTHERUS. 6 Dawsonia superba, Stammquerschnitt nach CAMPBELL. 7 Blattquerschnitt, nach CAMPBELL. 8 Kabelrhizoide von Polytrichum juniperinum WILLD., nach SCHIMPER.

Diese erreichen sie:

a) durch das Vorhandensein von Rhizomen (Fig. 159, 1);

b) durch die Anwesenheit von kabeltauartig verschlungenen Rhizoidbündeln, wie solche auch bei unseren *Polytrichum*-Arten vorkommen (Fig. 159, 8);

c) durch die Entwickelung eines, dem Gefäßbündel der Farne vergleichbaren Leitgewebes im Stengel (Fig. 159, 6);

d) durch Bildung von Lamellen auf der Blattoberseite, zwischen denen Wasser kapillär festgehalten wird (Fig. 159, 7).

GÖBEL, dem wir manche hübsche Beobachtung über *Dawsonia* verdanken, sammelte sein Material in den Blackspurmountains Victorias an den Rändern der Landstraße, welche zur Hermitage führt, und in den „Fern-gullies“ von Neu-Seeland, feuchten Schluchten, wo die *Dawsonien*

sich prachtvoll entwickeln, so daß Göbel 46,5 cm hohe Exemplare von *D. superba* sah, während *D. longiseta* kaum 1 cm hoch wird.

Meistens sind die Stämmchen unverzweigt, bisweilen aber kommen gegabelte vor (Fig. 159, 2). Die Gabelung beruht vermutlich nicht auf Dichotomie, sondern auf besonders gefördertem Wachstum eines Seitenzweiges, der, den Hauptast zunächst in der Schnelligkeit des Wachstums übertreffend, bald ebenso lang wie dieser wird. Vielleicht ist auch diese Verzweigung nicht normal, sondern, wie bei sonst unverzweigten Baumfarnen, die Folge einer Verwundung.

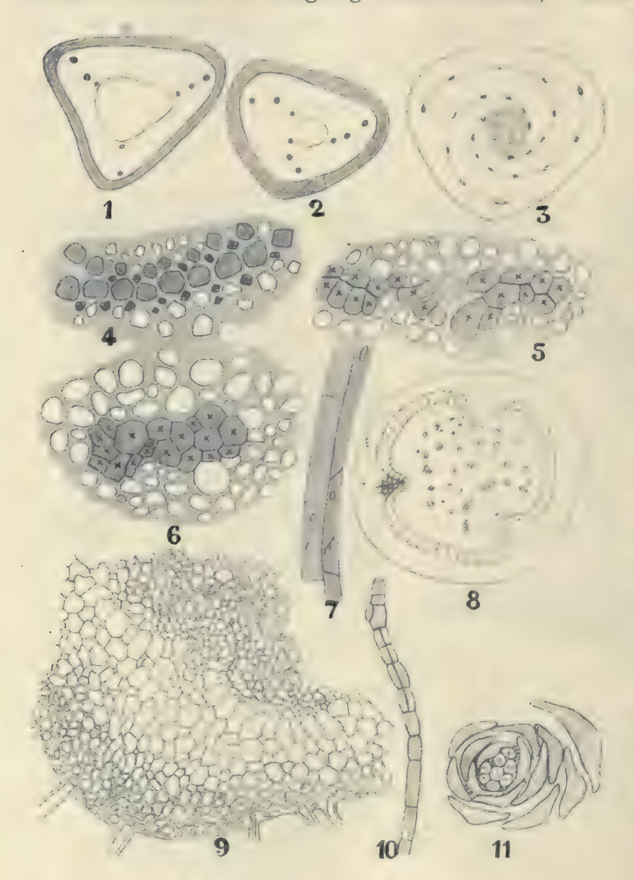


Fig. 160. Dawsonia superba. 1, 2 Querschnitte durch den unteren Teil der Sproßachse, 3 durch den oberen; die Blattspuren sind hier schraffiert und die zusammengehörigen Reihen durch punktierte Linien verbunden. 4—6 Querschnitte durch Blattspuren stark vergrößert, die Hydroide durch Kreuze bezeichnet. 7 Längsschnitt durch den oberen Teil einer Blattspur, L Leptoid, H Hydroid, beide mit Protoplasma und Zellkern versehen. 8 Querschnitt durch das Rhizom, Rinde im Verhältnis zum Zentralzylinder sehr wenig entwickelt, E Endodermis, H wahrscheinlich Hydroide. Im Zentralzylinder sind die Hydroide angedeutet. 9 Querschnitt durch einen Teil des Rhizoms, weiter oben geführt als der in Fig. 8 abgebildete und stärker vergrößert. 10 Paraphysen einer männlichen Blüte. 11 Querschnitt durch einen Archegonienstand (sämtlich nach Göbel).

So wie *Polytrichum*, ist *Dawsonia* diöcisch, es finden sich folglich männliche und weibliche Pflanzen. Die Rhizome können öfters bis 15 cm lang werden, sie sind stets unverzweigt, dreikantig und tragen Blattschuppen, welche oben am Rhizom, wenn sie ans Licht kommen, rötliche Spitzen haben und noch weiter oben nach und nach in Laubblätter übergehen. Die Rhizome sind öfters 6 cm tief im Boden vergraben.

Dawsonia ist ferner deshalb interessant, weil Unger bei ihr, zum ersten Male bei einem *Bryophyten*, Blattspuren nachwies.

Im unteren Teile des Rhizoms sind noch keine Blattspuren vorhanden; wenn diese erscheinen, stehen sie zunächst noch in 3 Geradzeilen (Fig. 160, 1), weiter hinauf sieht man aber diese Zeilen schief werden, als hätte das ganze Stämmchen eine Torsion erlitten (Fig. 160, 2), und

noch höher hinauf nimmt diese Drehung zu, wenn auch die 3 Zeilen kenntlich bleiben, zumal wenn man, wie in Fig. 160, 3, die zusammengehörigen Blattspuren mittelst einer gestrichelten Linie verbindet.

Wir haben hier nun nicht mit einer durch Wachstum der ältern Stengelteile verursachten Torsion zu tun, sondern mit Scheiteltorsion, wie CORRENS (Festschrift für SCHWENDENER, 1899, S. 393) diese, auf einer eigentümlichen Wachstumsweise der Scheitelzellsegmente beruhende Drehung nennt. Sie bewirkt, daß die Blätter bei diesen reichlich foliosen Moosen in günstigere Lage gegen das Licht gebracht werden als wenn sie in 3 Geradzeilen ständen.

Macht man einen Querschnitt durch ein *Dawsonia*-Stämmchen, so sehen wir (Fig. 160, 8) eine ziemlich dünne äußere Rindenschicht, welche aus sklerenchymatisch verdickten englumigen Zellen, mit dunkelgefärbten Wänden besteht. Darauf folgt eine innere Rindenschicht aus Zellen mit weiterem Lumen und mit weniger verdickten, gelblich gefärbten Wänden, welche zumal in den inneren Teilen dieser Schicht reichlich Stärke enthalten.

In dieser 2. Rindenschicht finden sich die Blattspuren, welche eine ganze Strecke in der Rinde verlaufen, bevor sie oder, genauer gesagt, bevor ihr Hydrom (wasserleitender Teil) sich mit dem Zentralzylinder des Stämmchens in Verbindung setzt.

Die Achse des Stämmchens wird nämlich von einem Zentralzylinder eingenommen. Dieser besteht aus weitlumigen, dünnwandigen Elementen, in denen das Wasser aufsteigt, und die sogar vielleicht schon durchbrochene Wände und damit einen Anfang von Gefäßbildung aufzuweisen haben, aus den sogenannten Hydroiden, und aus engen dickwandigen Elementen, welche HABERLANDT Stereiden genannt hat und die er als mechanische Elemente betrachtet. Sie dienen aber, wie GÖBEL zeigte, auch dem Stofftransport und der Nahrungsspeicherung, so daß sie wohl besser als Geleitparenchym bezeichnet werden. Eine vollständige Arbeitsteilung in Leitgewebe und mechanisches Gewebe ist also noch nicht durchgeführt. *Polytrichum* gegenüber ist *Dawsonia* auch darin primitiver, daß bei ihr der Zentralzylinder noch nicht, wie bei *Polytrichum* (Fig. 166, 2), ausschließlich aus Hydroiden zusammengesetzt ist.

Die Blattspuren bestehen, wenn sie eben in den Stamm eintreten, aus vielen Leitzellen, sogenannten Leptoiden, und aus wenigen Hydroiden (Fig. 160, 4). Nach und nach treten die Leptoide als Geleitzellen mit den Rindenzellen in Verbindung. Je tiefer sie in den Stengel gelangen, desto mehr und desto größere Hydroide finden sich vor (Fig. 160, 5), bis schließlich die Blattspur ausschließlich aus Hydroiden besteht (Fig. 160, 6), welche sich an die Hydroide des Zentralzylinders anlegen.

Da die Blattspuren sehr lange im Stamm verlaufen, bevor sie sich an den Zentralzylinder anschließen, so enthalten sie, wenn ihre Hydroide gefüllt sind, eine beträchtliche Menge Wasser, welches sowohl an den Zentralzylinder, wie an das betreffende Blatt abgegeben werden kann.

Auch vom Blatte aus kann Wasser an den Stamm abgegeben werden, und die Blätter haben in ihren langen Scheiden und in den eigentümlichen Lamellen auf der Blattoberseite ausgiebige Mittel zur Aufnahme von Wasser. Die Lamellen verlaufen in der Längsrichtung an der Oberseite des Blattes und haben nur die Dicke einer einzigen Zellschicht, so daß sie auf dem Querschnitt als kurze Fäden erscheinen, deren Zellen Chloroplasten führen. Sie dienen also nicht nur der Wasserversorgung, sondern fördern auch, da sie die Oberfläche der chlorophyllhaltigen Schicht

vergrößern, die Photosynthese. Der anatomische Bau des Rhizoms weicht von dem des Stengels bedeutend ab und erinnert einigermaßen an den einer Wurzel.

Das Rindenparenchym ist viel weniger entwickelt als im Stamme, der Zentralzylinder ist dreilappig, was wohl mit der ursprünglich dreizeiligen Blattstellung zusammenhängt. Die Gruben entsprechen den 3 Blattzeilen und enthalten die Leitungsbahnen, welche den Rhizoiden Eiweißsubstanzen etc. zuführen; sie schließen sich nach oben an die Blattspuren an.

Abgesehen von den Gruben ist der Zentralzylinder von einer sehr deutlichen Endodermis umgeben. In den Gruben findet man eine nach außen konkave Reihe braunwandiger Zellen, welche wohl als Hydroide betrachtet werden dürfen, welche mit den Blattspuren in Verbindung stehen. Auch im Rhizom sind im Zentralzylinder Hydroide und Leitparenchym vorhanden, von denen letzteres auch mechanischen Anforderungen zu genügen hat.

Wir werden später sehen, daß die anatomische Differenzierung bei *Dawsonia* viel weniger ausgesprochen ist als bei *Polytrichum*, daß also *Dawsonia* auch in dieser Hinsicht primitiver ist. Denn

1) ist die Sonderung der Gewebeformen weniger scharf als bei *Polytrichum*, zumal was den Unterschied zwischen leptoiden und stärkeführenden Parenchymzellen betrifft,
2) ist die Verteilung der verschiedenen Gewebe über dem Stamm nicht so weit durchgeführt wie dort, indem der Zentralzylinder hier nicht ausschließlich aus Hydrom besteht. In seiner Umgebung ist die Differenzierung, welche man bei *Polytrichum* findet, höchstens angedeutet.

Die männlichen und weiblichen Gametöcien stehen am Ende des Stengels. Das Androecium ist becher-scheibenförmig. Da hier, sowie bei *Polytrichum*, das Moosgesetz, nach dem das erste Antheridium aus der Scheitelzelle entsteht, nicht zutrifft, so bleibt die Scheitelzelle erhalten, und der Stengel wächst quer durch das alte Androecium hindurch (Fig. 164, 10). Zahlreiche rötliche, aufrechte Perichätialblätter umgeben die kurzgestielten, mit vielen Paraphysen untermischten Antheridien, welche nicht wie bei *Polytrichum* platten-, sondern fadenförmig sind. So wie bei *Polytrichum* ist das Gynoecium (Fig. 160, 11) knospenförmig.

Betrachten wir jetzt die 2x-Generation.

Dawsonia gehört zu jenen wenig zahlreichen Moosen, welche eine dorsiventrale Kapsel besitzen. Ursprünglich steht die von einer gelbroten oder roten, später braunen Seta getragene Kapsel aufrecht und ist so ziemlich radiär gebaut (Fig. 159, 2, 3), später wird sie einseitig abgeflacht und nimmt eine zur Seta senkrecht stehende Stellung ein, wobei die zunächst flache, später aber konkav werdende Seite nach oben gerichtet ist. Die Kapsel hat dann also horizontale Lage. Da nun die Wand elastisch ist, verursachen niederfallende Regentropfen den Effekt eines Blasebalges und blasen die Sporen aus der Kapselmündung heraus, was übrigens auch von jeder Erschütterung verursacht wird. Die Sporen sind sehr klein und zahlreich. Habituell gleicht die *Dawsonia*-Kapsel der von *Buxbaumia*, ein Querschnitt zeigt aber sofort die für die *Polytrichaceen* charakteristische starke Faltung des Sporensackes, welche die Sporenproduktionsfähigkeit stark erhöht (Fig. 161, 4).

Die Calyptra ist aus einem eigentümlichen Gewebe aufgebaut, in mancher Hinsicht dem der *Polytrichaceen* ähnlich. Diese haarartigen

Fäden nun entstehen als Aussprossungen der Archegonienwand (vergl. Fig. 161, 6) und sind hier wie bei *Polytrichum*, wie GÖBEL nachwies, nichts als Protonemafäden, wie solche an jeder Stelle der x - Generation entstehen können. Im jugendlichen Zustande dienen auch sie der Wasserspeicherung, wodurch das befruchtete Archegon feucht gehalten wird; so wie bei *Orthotrichum* entstehen sie erst nach der Befruchtung.

In diesem sogenannten Haarfilz der Calyptra lassen sich zwei Arten von Elementen unterscheiden, nämlich balkenähnliche Rahmenstäbe, welche bei *Dawsonia*, im Gegensatz zu *Polytrichum*, nicht aus Zellfäden, sondern aus Zellkörpern bestehen, und die fadenförmige Bekleidung, welche die Zwischenräume des Rahmens ausfüllt und sich um die Stäbe herumschlängelt (Fig. 161, 5).

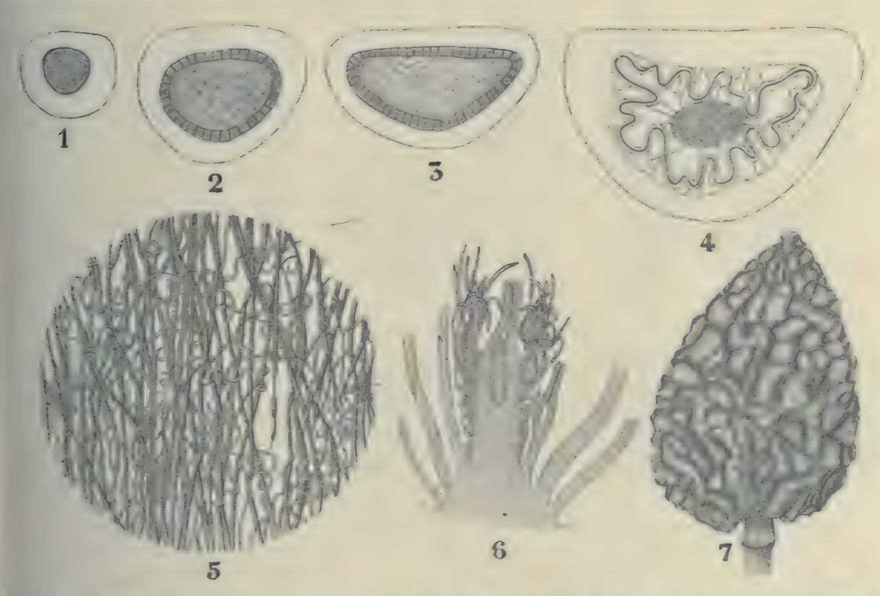


Fig. 161. Dawsonia superba. 1—4 Kapselquerschnitte verschiedenen Alters, die Columella ist punktiert, 4 ist schwächer vergrößert als 1—3 und zeigt die starke Faltung des Sporensackes. 5 Stück des Calyptrafilzes in Flächenansicht. 6 Längsschnitt durch eine Sproßspitze von Polytrichum; aus der Calyptra des linken Archegons sind in basipetaler Reihenfolge Haare hervorgesproßt; die oberen sind schon dickwandig und dienen als schützender Zopf, die unteren auch zur Wasseraufnahme. 7 Freipräparierte Columella von der Breitseite, es hängen keine Peristomzähne an der Columellaspitze (sämtlich nach GÖBEL).

Am eigentümlichsten ist bei *Dawsonia* der Bau des Peristoms (Fig. 161, 1—4).

Dieses besteht aus einer Anzahl pinselartig zusammenstehender weißer Fäden, welche sich in der Weise eines *Barbula*-Peristoms zusammenrollen, in feuchtem Zustande sich zusammendrängen und in trockenem auseinanderweichen und den Sporen Austritt gewähren.

ROBERT BROWN hatte früher das Peristom beschrieben, als teilweise aus der Kapselwandung, teilweise aus der Columella entspringend, indem ein Teil der Zähne auf der Kapselmündung, ein Teil auf der Columellaspitze inseriert sein sollte. Diese falsche Auffassung, die durch das Reißen der Zellenschicht, auf welchem das Peristom ein-

gepflanzt ist, verursacht wurde, hat in der Literatur allgemeine Verbreitung gefunden. GÖBEL konnte aber nachweisen, daß diese im Moosreiche gänzliche unbekannte Peristombildung auch hier nicht vorkommt.

Das *Dawsonia*-Peristom entspringt nicht zum Teil der Columella, wie man schon feststellen kann, wenn man die Columella freipräpariert (Fig. 161, 7). Sie endet mit flacher Spitze. Das Peristom entsteht hier, wie bei allen anderen Moosen, aus dem Amphithecium. Auch eine andere, in der Literatur verbreitete Angabe, daß nämlich die Peristomzähne ihrer ganzen Länge nach aus einer einzigen Zelle bestehen, ist unrichtig, sie sind gegliedert.

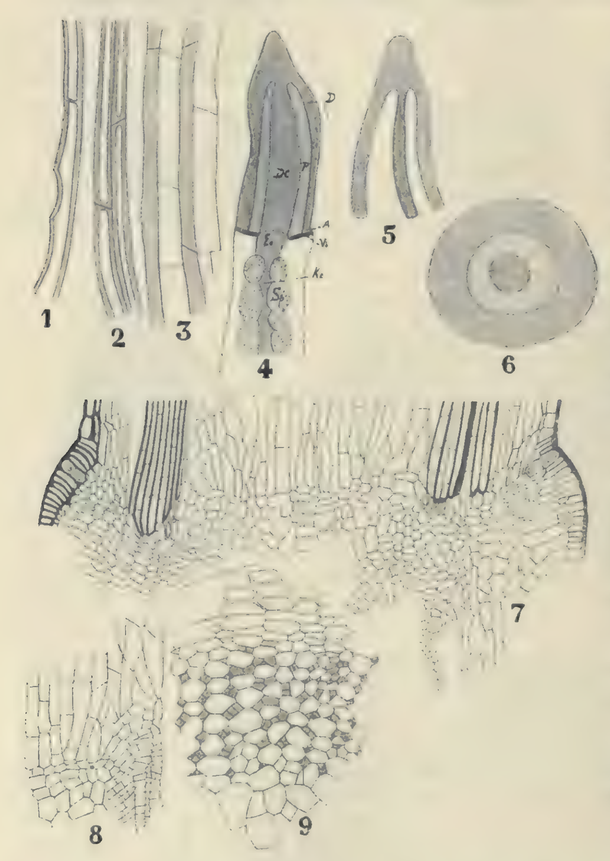


Fig. 162. Dawsonia superba. 1, 2 Stücke von Peristomzähnen. 3 Längsschnitt durch einen Teil eines jungen Peristoms, der Peristomzahn schraffiert, die Querwände der nichtschraffierten Zellen verschwinden später. 4 Längsschnitt durch den oberen Teil einer Kapsel mittlerer Entwickelung. D Deckel. P Peristom. Dc Deckelcolumella. A Annulus. Vb Verbindungsgewebe. Kc Kapselcolumella, deren oberer Teil Ec etwas erweitert ist. Sp Sporensack. 5 Längsschnitt durch den abgelösten Deckel einer Kapsel von Dawsonia longiseta, in der Mitte die Deckelcolumella. 6 Querschnitt durch den oberen Teil einer Kapsel, im Zentrum die Deckelcolumella, dann das Peristom, außen der Deckel. 7 Etwas schematisierter Längsschnitt durch eine Kapsel mittlerer Entwickelung in der Höhe des Annulus. 8 Längsschnitt durch die Stelle, wo die Deckelcolumella in die Kapselcolumella übergeht. 9 Querschnitt durch die Peripherie des Deckelteiles, die schraffierten Zellen sind die Peristomzähne (sämtlich nach GÖBEL).

Dawsonia hat eine eigentümliche Columella; diese besteht nämlich aus zwei Teilen, aus der sogenannten Deckelcolumella (Fig. 162, 4 Dc), welche sich innerhalb des langen Deckels, also oberhalb des Annulus befindet, und aus der Kapselcolumella, welche innerhalb der Kapsel liegt. Der obere Teil der Kapselcolumella ist etwas verbreitert, und die Trennungslinie zwischen beiden Columellen ist gut sichtbar (Fig. 162, 8).

Der Sporensack umgibt die Kapselcolumella fast bis zu deren Spitze, der um die Deckelcolumella herum gelegene Teil des Amphitheciums bildet das Peristom, welches also ganz innerhalb des Deckels entsteht.

Es ist auf einem ringförmigen Verbindungsstück (Fig. 162, 4 Vb), welches sich an der Mündung der Kapsel befindet, inseriert.

Präpariert man von einer nicht ganz reifen Kapsel den Deckel ab und zerreißt dabei dieses ringförmige Verbindungsstück, bevor die Deckelcolumella sich von der Kapselcolumella getrennt hat, so scheint es, als wäre das Peristom auf der Columellaspitze inseriert.

In der Tat aber trennt sich beim normalen Oeffnen der Kapsel die Deckelcolumella von der Kapselcolumella, und der abgeworfene Deckel zieht die, wie ein Klöppel in ihm aufgehängte Deckelcolumella zwischen den Peristomzähnen heraus (Fig. 162, 5), während diese auf dem in der Kapselmündung vorspringendem Verbindungsring stehen bleiben.

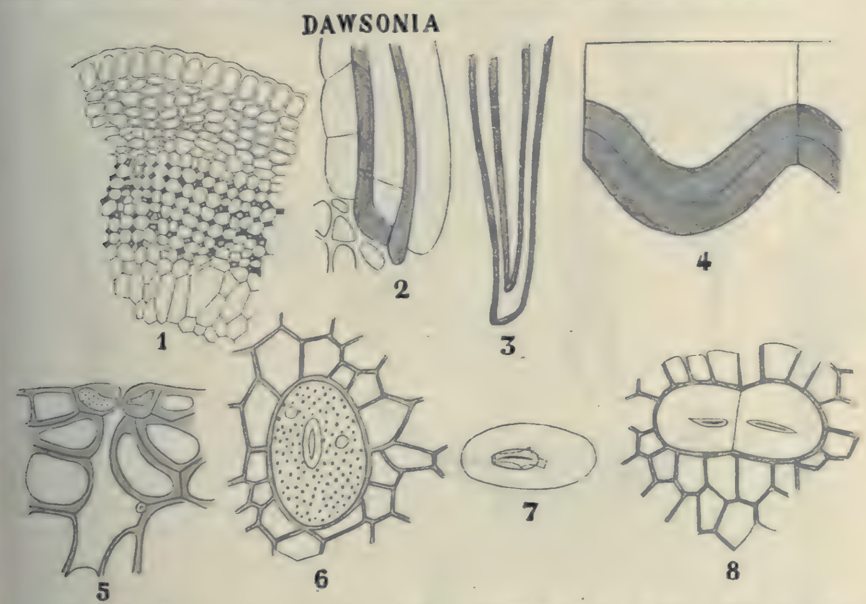


Fig. 163. Dawsonia superba. 1 Querschnitt durch den äußeren Teil einer Kapsel mittlerer Entwickelung, älteres Stadium als Fig. 162, 9; von innen nach außen Columella, Peristom, Deckelwandung. 2 Längsschnitt in der Peristomregion. 3 Freipräparierter unterer Teil eines Peristomzahnes, die Querwände nicht eingezeichnet. 4 Schematische Darstellung der Peristomentwickelung. 5, 6, 7, 8 Spaltöffnungen des unteren Kapselteiles, 5 im Querschnitt, 6—8 von der Fläche, bei 7 unten punktiert, die Umrisse der Atemhöhle eingezeichnet (sämtlich nach GÖBEL).

Der junge Peristomring besteht aus zwei Arten von Zellen, aus weiten dünnwandigen und aus engeren dickwandigen. Letztere liegen entweder allein oder in kleinen Gruppen zusammen. Jüngere Stadien zeigen (Fig. 162, 9), daß solche Gruppen durch Teilung aus einer Mutterzelle entstehen. Diese Mutterzellen der dickwandigen Elemente sind zwischen die dünnwandigen Zellen in regelmäßiger Weise eingestreut, so daß, wenn man eine der weiten dickwandigen Zellen betrachtet, die engeren Zellen zusammen die Arme eines Kreuzes bilden, welche durch die weite Zelle verbunden sind (Fig. 163, 1).

Diese dickwandigen Zellen sind es nun, welche die hier also aus ganzen Zellen bestehenden Peristomzähne bilden; die dünnwandigen Zellen gehen zugrunde. Das *Dawsonia*-Peristom ist also nicht doppelt, sondern besteht aus einer großen Zahl von Zahnkreisen, welche alle auf

dem Verbindungsstück inseriert sind; man nennt es mit Recht pinselartig.

Wichtig ist weiter, daß immer je 2 Peristomzähne an der Basis zusammenhängen (Fig. 163, 3) und dadurch stark an die hufeisenförmig gebogenen Peristomzellen von *Polytrichum* erinnern. Vermutlich entstehen denn auch beide in derselben Weise, wodurch die Verwandtschaft zwischen *Dawsonia* und *Polytrichum* noch deutlicher wird. GÖBEL gibt wahrscheinliche Schemata (Fig. 163, 4 und 168, 5) für die Entstehung dieser hufeisenförmigen Zellen, sowohl für *Dawsonia*, wie für *Polytrichum*, welche der Kenntnisnahme sehr wert sind. Da aber weder bei *Dawsonia* noch bei *Polytrichum* die Entwickelung bekannt ist, wollen wir, statt hierauf einzugehen, lieber nähere Untersuchungen abwarten. Eine

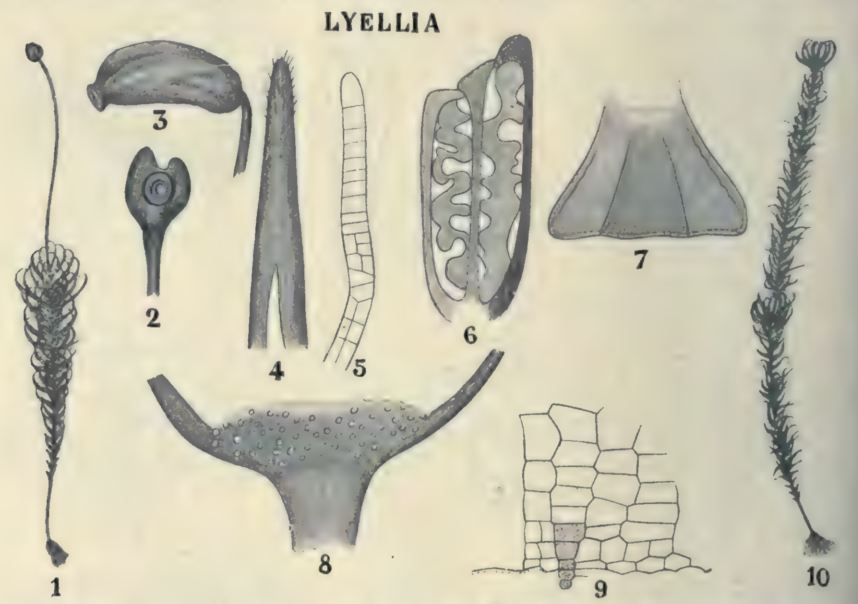


Fig. 164. Lyellia crispa R. BR. 1 Habitusbild einer fruchtenden Pflanze nach BROTHERUS. 2 Kapsel von vorn, 3 von der Seite. 4 Calyptra. 5 Eines der nach oben gerichteten Haare der Calyptra. 6 Schematischer Längsschnitt durch eine Kapsel, die Columella nach oben erweitert. 7 Basaler Teil eines Deckellängsschnittes. 8 Basis der Kapsel mit den zahlreichen großen Spaltöffnungen von oben. 9 Unterer Teil eines Deckellängsschnittes stark vergrößert (sämtlich nach GÖBEL). 10 Männliche Pflanze im trockenen Zustande (nach BROTHERUS).

genaue Mikrotomuntersuchung der Details der Entwickelung bei dem *Polytrichum*-Peristom wäre sehr erwünscht.

Bei *Dawsonia* finden wir Spaltöffnungen (Fig. 163, 5—8) nicht nur auf der Apophyse, d. h. auf dem mehr oder weniger angeschwollenen Ende der Seta, sondern auch auf dem unteren Teile der Kapsel. *Dawsonia* ist, wie wir sahen, primitiver als *Polytrichum*, auch dadurch, daß ihr ein für *Polytrichum* charakteristischer Teil des Sporen ausstreuenden Apparates, daß sogenannte Epiphragma, fehlt. An *Dawsonia* können wir als reduzierte Form das Genus

Lyellia

anschließen. Wahrscheinlich umfaßt diese Gattung nur eine Art, *L. crispa* (Fig. 164, 1), welche in Nepal, Sikkim, Bhokan und vielleicht auch

im westlichen Grönland vorkommt, und eine nur steril bekannte Art von den Azoren. Sie wird bis 12 cm hoch und hat den Habitus eines *Polytrichum* (Fig. 164, 1), die Blätter tragen auch hier Längslamellen. Die „Behaarung" der Calyptra (Fig. 164, 4) ist viel geringer als bei *Dawsonia*, indem nur ganz vereinzelte Haare an der Spitze vorhanden sind. Aeußerlich erinnert sie an *Dawsonia* durch die Dorsiventralität der im reifen Zustande rechteckig abstehenden Kapsel. Ein Peristom fehlt, wohl aber ist sein ringförmiges Verbindungsstück vorhanden, dessen Oeffnung aber durch die damit verwachsene, später sich davon loslösende, erweiterte Columellaspitze geschlossen wird (Fig. 164, 6). Es liegt nun auf der Hand, anzunehmen, daß diese Erweiterung der Columella, so wie bei *Dawsonia*, das Ende der Kapselcolumella darstellt, und in der Tat sehen wir auf dem Längsschnitt (Fig. 164, 7) des Deckels zwei dunklere Längsstreifen, die wohl als die Grenzen der Deckelcolumella zu deuten sind. Ueberdies stellt sich heraus, daß an der Grenze dieses als Deckelcolumella aufzufassenden Gewebestreifens und des peripherischen Deckelgewebes dünnwandige, schleimerfüllte Zellen vorhanden sind (punktiert in Fig. 164, 9). Sie liegen gerade dort, wo bei *Dawsonia* sich das Peristom befinden würde, und sind wohl als die letzten Reste eines ehemaligen Peristoms zu deuten, welches jetzt mit dem Deckel zusammen abgestoßen wird.

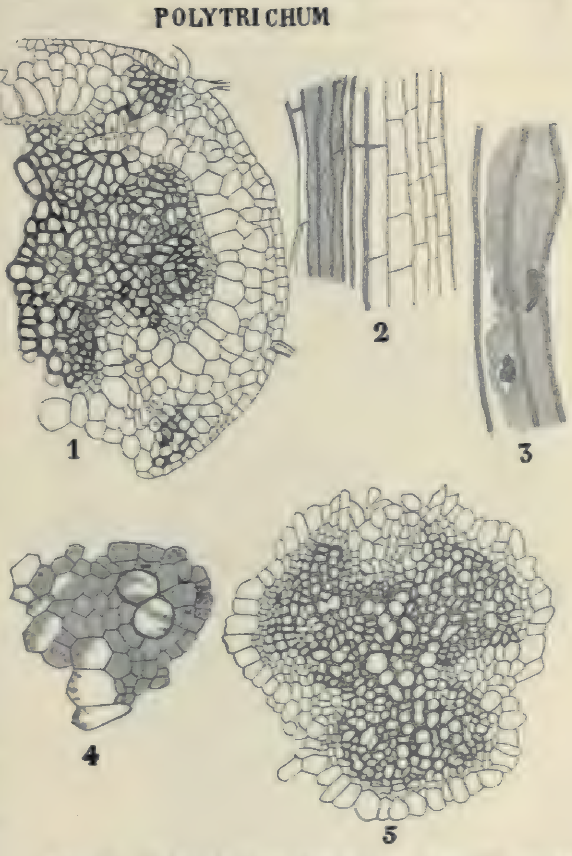


Fig. 165. Polytrichum commune, L. nach TANSLEY und CHICK. 1 Teil eines Querschnittes des Rhizoms, den dreilappigen Hydrom-Stereom-Zentralzylinder zeigend. 2 Teil eines Längsschnittes des Rhizoms, das Leptom punktiert. 3 Einen Teil von 3 Leptoiden. 4 Querschnitt durch einen Leptomstrang, die großen hellen Zellen, rechts zwei Leptoide, die hellen Zellen, links Endodermis, die punktierten Zellen gehören dem Amylom an. 5 Querschnitt durch ein Rhizom, den dreilappigen Zentralzylinder zeigend.

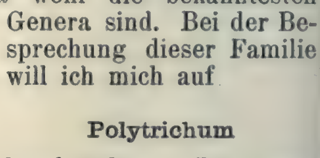
Es ist also wohl besser, die übliche Einreihung von *Lyellia* unter die *Polytrichoideen* zu verlassen und sie unter den *Dawsonioideae* als Repräsentanten einer eigenen Familie der *Lyelliaceae* unterzubringen. *Lyellia* ist also nicht, wie man bis zu GÖBELS Untersuchungen meinte,

das höchstentwickelte Moos, sondern primitiver, weniger differenziert als *Polytrichum.* Sie kann als ein reduziertes *Polytrichum*, oder als eine weiter entwickelte *Dawsonia* betrachtet werden.

Wenden wir uns jetzt den

Polytrichoideae

zu. Diese Gruppe enthält nur eine Familie, die der *Polytrichaceen*, von der *Polytrichum*, *Pogonatum* und *Catharinea* wohl die bekanntesten Genera sind. Bei der Besprechung dieser Familie will ich mich auf



Polytrichum

beschränken. Im vegetativen Aufbau gleicht es der Gattung *Dawsonia*: Blattlamellen, Rhizome, Rhizoidkabel sind so wie bei dieser vorhanden; die Gewebedifferenzierung ist aber weiter fortgeschritten.

Die Anatomie wurde von TANSLEY und Miß CHICK (Notes on the conducting Tissue-system in Bryophytes. Ann. of Botany, Vol. XV, 1900) genau untersucht.

Sie unterscheiden folgende Gewebe:

1) In der Achse befindet sich ein Hydromzylinder, welcher aus Zellen mit dicken braunen Querwänden besteht. Im Stengel besteht er ausschließlich (Fig. 166, 2) aus toten Hydroiden mit dünnen, stets schief gestellten Querwänden.

2) Um den Hydromzylinder herum liegt ein aus dünnwandigen Elementen bestehender Hydrommantel (Fig. 167, 1).

POLYTBICHUM 1 2

Fig 166. Polytrichum commune, nach TANSLEY und CHICK. 1 Querschnitt durch einen Teil des Rhizoms von Polytrichum formosum. 2 Querschnitt durch die zentralen Gewebe eines beblätterten Stammes, den Eintritt der Blattspindel in den Zentralzylinder zeigend.

3) Um diesen herum liegt eine Stärkescheide.

4) Letztere ist von einer, einigermaßen an Siebgefäße erinnernden Zellenschicht, den Leptoiden, umgeben, welche zusammen den Leptommantel bilden; sie enthalten keine Stärke.

5) Um die Leptoide herum liegt die innere Rinde, deren innerste Schicht als rudimentäres Pericykel betrachtet wird.

6) Das Ganze wird umgeben von der äußeren Rindenschicht.

Die Struktur des Rhizoms ist der Hauptsache nach der bei *Dawsonia* gleich, der Zentralstrang (Fig. 166, 1) enthält also neben Hydroiden noch Geleitzellen. Tansley und Miß Chick unterscheiden auch hier Pericykel, wogegen Göbel aber meines Erachtens mit Recht anführt, daß diesem Gewebe eine der Haupteigenschaften eines Pericykels, nämlich das Vermögen zu Neubildungen abgeht; der Name ist also wohl besser in topographischem als in funktionellem Sinne aufzufassen.

Summa summarum sehen wir also, daß das *Polytrichum*-Rhizom primitiver als der Stengel gebaut ist und dem *Dawsonia*-Rhizom sehr nahe steht, während hingegen der *Polytrichum*-Stengel auf einer höheren Entwickelungsstufe als der *Dawsonia*-Stengel steht.

Die Gametöcien von *Polytrichum* sind so ziemlich denen von *Dawsonia* gleich, aber die 2x-Generation hat wichtige Differenzen aufzuweisen.

Zwar haben wir auch bei *Polytrichum* eine Deckel- und eine Kapselcolumella, erstere ist aber sehr kurz und breit, auch wird das Peristom hier nicht aus dem Teil des Amphitheciums, welcher die Deckelcolumella umgibt, gebildet, sondern aus dem Teil, welcher die Spitze der Kapselcolumella umgibt. So wie bei *Dawsonia* bestehen die Peristomzähne (Fig. 168, 4, 5) aus ganzen, sklerenchymatisch verdickten Zellen, welche hier hufeisenförmig gebogen sind. Auch hier verschwinden in der, die Peristomzähne bildenden Gewebszone die dünnwandigen Elemente, wodurch die Peristomzähne frei werden. Sie sind hier ebenfalls auf einem, aus der Kapselmündung hervorragenden, ringförmigen Verbindungsstück inseriert (Fig. 168, 1), sind aber viel kürzer und breiter als bei *Dawsonia* und reichen mit ihren Spitzen nur bis an die Grenze zwischen der Kapselcolumella und der Deckelcolumella. Das dort vorhandene Grenzgewebe bleibt auch, nachdem der Deckel abgefallen und die Kapselcolumella vertrocknet ist, als eine pergamentartige Haut bestehen und bildet das

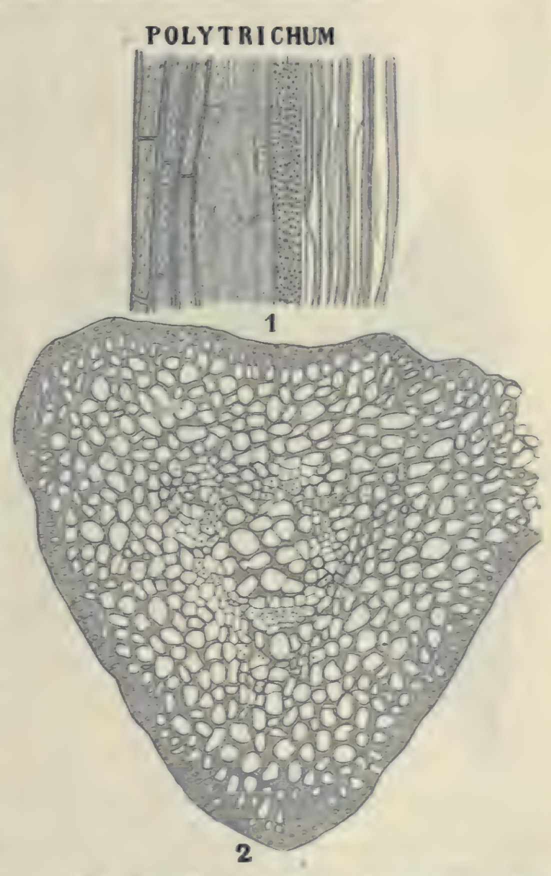


Fig. 167. Polytrichum commune, nach Tansley und Chick. 1 Teil eines Längsschnittes durch den beblätterten Stamm, von links nach rechts drei Schichten von Rindengewebe, eine Schicht rudimentäres Pericykel, Leptommantel, zwei Schichten Hydrommantel, Rest Hydroidgewebe. 2 Querschnitt durch die Uebergangszone.

sogenannte Epiphragma (Fig. 168, 3). Nach Abwerfung des Deckels behält also die *Polytrichum*-Kapsel ein scheibenförmiges Epiphragma, welches durch die Peristomzähne mit der Kapselmündung verbunden ist. Die Sporen können also nur durch die lateralen Zwischenräume zwischen den Peristomzähnen heraustreten, weshalb man diesem Kapseltypus den Namen Porenkapsel gegeben hat. Als Streuapparat wirkt sie vorzüglich, wie ein jeder selbst sehen kann, wenn er im Freien *Polytrichum*-Kapseln leicht erschüttert. Streicht man mit der Hand über einen viele Kapseln tragenden Rasen, so sind die gelblichen Sporenwolken sehr auffallend.

Dawsonia-Kapsel und *Polytrichum*-Kapsel sind also nach demselben Bauplane konstruiert, der Unterschied zwischen beiden ist nur der, daß

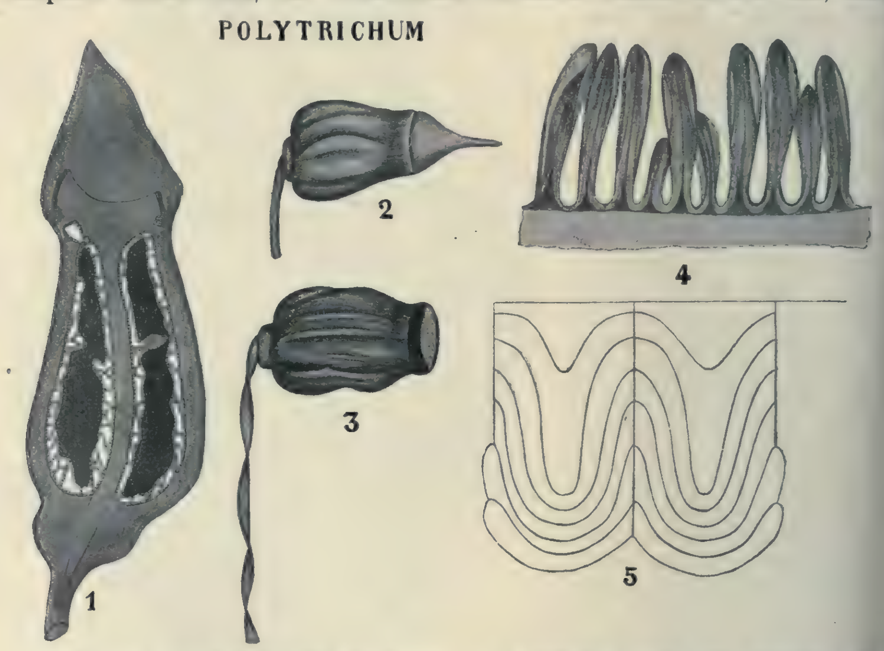


Fig. 168. Polytrichum commune. 1 Längsschnitt durch das Sporogon, nach DODEL-PORT. 2—4 Polytrichum piliferum. 2 Kapsel mit Deckel. 3 Entdeckelte Kapsel, das Peristom und das Epiphragma zeigend. 4 Peristom (sämtlich nach SCHIMPER). 5 Schematische Darstellung der Peristombildung nach GÖBEL.

bei *Polytrichum* das Grenzgewebe zwischen Deckelcolumella und Kapselcolumella als Epiphragma bestehen bleibt, bei *Dawsonia* nicht, und daß die Kapsel von *Polytrichum* nicht dorsiventral ist.

Eine Eigentümlichkeit der *Polytrichaceen*-Kapsel (mit Ausnahme von *Pogonatum*) und der der *Dawsoniaceae* ist die Anwesenheit eines doppelten Luftraumes in ihr (Fig. 168, 1). Während nämlich bei den übrigen Moosen der Sporensack der Columella unmittelbar anliegt und nur an der Außenseite des Sporensackes, zwischen diesem und der Kapselwand ein mit Assimilationsfäden versehener Luftraum vorhanden ist, befindet sich hier auch zwischen der Columella und dem Sporensack ein solcher Luftraum.

Während also bei den übrigen Moosen nur das Amphithecium Assimilationsfäden zu bilden vermag, tut dies hier auch das Endothecium.

Demnach sind *Polytrichum* und *Lyellia* leicht vom *Dawsonia*-Typus abzuleiten.

Tetraphis

dagegen läßt sich nicht so leicht anschließen.

In der Moosliteratur heißt es, daß das unter dem *Tetraphis*-Deckel gelegene Gewebe, nachdem der Deckel abgefallen ist, sich in 4 Zähne (Fig. 158, 2 und 169, 3, 4) spaltet, deren jeder aus einer Anzahl von Zellreihen besteht.

Man würde also meinen können, daß hier kein Peristom vorhanden war, sondern daß sich das Epiphragma in 4 Zähne spaltet. In Wirklichkeit aber ist es nicht das Epiphragma, sondern die Deckelcolumella,

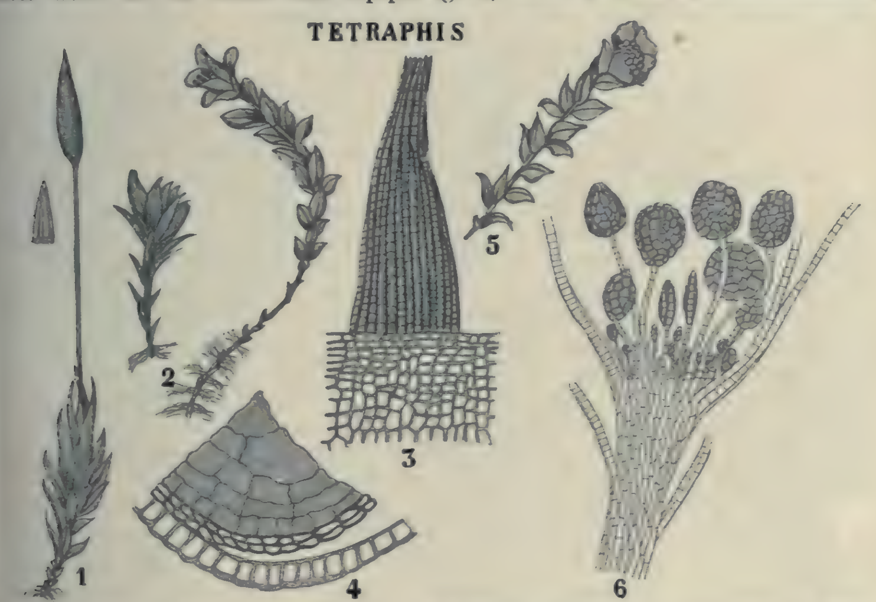


Fig. 169. Tetraphis pellucida. 1 Weibliche Pflanze nach LIMPRICHT. 2 Männliche Pflanzen nach LIMPRICHT. 3, 4 Peristom nach LIMPRICHT. 5 Habitus eines Brutorgane tragenden Stämmchens nach RUHLAND. 6 Längsschnitt durch ein solches Köpfchen nach SACHS.

die in 4 Zähne gespalten wird. Der abfallende kegelförmige Deckel geht bloß aus der äußeren Zellschicht der kegelförmigen Spitze der jungen Kapsel hervor, der Deckel ist also einschichtig. Ein Querschnitt durch einen Zahn zeigt, daß dieser aus mehreren Zellschichten besteht, von denen die beiden äußeren verdickte Wände haben. Diese beiden Schichten entstehen nun, wie GÖBEL nachwies, aus der inneren Schicht des Amphitheciums, d. h. also aus der Schicht, welche sonst das Peristom bildet.

Wir können demnach die beiden äußeren Zellschichten des *Tetraphis*-Peristoms als seitlich verschmolzene *Dawsonia*-Zähne auffassen; mit der Innenseite dieser Zähne bleibt das Gewebe der Deckelcolumella verklebt, und der ganze Komplex wird später in die 4 Zähne des *Tetraphis*-Peristoms zerlegt.

In dieser Weise kann man also die *Tetraphoideae* und *Dawsonioideae* aus einer gemeinsamen Urform entstanden denken, diese muß aber sehr

weit zurückliegen, da in anderen Hinsichten, zumal in ihrem Aufbau, die *Tetraphoideae* sehr bedeutend von den *Dawsonioideen* abweichen.

Jedenfalls aber ist das *Tetraphis*-Peristom homolog mit denjenigen Gewebsteilen, welche bei *Dawsonia* Deckelcolumella und Peristom bilden.

Es wäre verführerisch, in den 4 Peristomzähnen von *Tetraphis* noch die letzten Andeutungen der ehemaligen Oeffnungsweise mit 4 Klappen zu erblicken, wie diese noch jetzt bei den Lebermoosen vorkommt, und es ließe sich mit einiger Phantasie aus *Tetraphis* ableiten, wie die Moose dazu gekommen sind, ein Peristom zu bilden. Stellen wir uns vor, daß aus irgendeinem Grunde nur der obere kegelförmige Teil der Mooskapsel sich mittels 4 Klappen öffnet, so hätten wir einen ganz primitiven Fall, welcher stark an den von *Tetraphis* erinnert, verwirklicht. Bei *Tetraphis* ist nur noch hinzugekommen, daß, bevor die Oeffnung stattfindet, die äußere Zellschicht des kegelförmigen Stückes sich als Deckel ablöst, bevor die Klappen sich bilden. Stellen wir uns nun weiter vor, daß die darunterliegende Schicht in Fetzen sich loslöst, so würden wir eine Form haben mit einem allerdings ganz nutzlosen Peristom, und der innerhalb dieses Peristoms gelegene Gewebekomplex würde sich noch immer mit 4 Klappen öffnen. Vertrocknet aber dieses zentrale Gewebe oder blieb es, wie bei *Dawsonia*, mit der Deckelspitze in Verbindung und fiel mit dieser ab, so hätten wir ein wirksames Peristom erhalten.

Falls sich der Vorgang so abgespielt hätte, dann würde also die Deckel- und Peristombildung nur auf einem Ablösen der äußeren Zellschichten der Kapselspitze beruhen, wodurch wohl das Zerfallen dieser Kapselspitze in 4 kurze, an die ursprüngliche Oeffnungsweise der Lebermoose erinnernde Klappen erleichtert wurde. Die peripheren Zellschichten blieben bei der Ablösung auch seitlich verbunden und bildeten den Deckel, die darunter gelegene Schicht löste sich stückweise in Längsfetzen ab und bildete so das Peristom.

Kehren wir nach dieser Abschweifung zu den *Tetraphoideae* zurück. Zu dieser, auch wohl *Georgioideae* genannten Gruppe gehören 2 Genera, *Tetraphis* (*Georgia*) und *Tetradontium*, ersteres mit 4, letzteres mit 1 Art. Beide Gattungen kommen in Europa auf Hügeln und Bergen vor.

Tetraphis pellucida

findet sich auch in den Niederlanden, z. B. in großen Mengen an den Eichenstümpfen des regelmäßig zur Gewinnung der Rinde abgehauenen, sogenanntem Hackholzes auf dem zweiten Wageningschen Berg, zwischen dem Hotel und Renkum. Es sind bis 3 cm hohe, gesellig wachsende Pflänzchen, deren ältere Teile durch papillösen, rostbraunen Wurzelfilz verbunden sind. Der Stengel ist zart, brüchig, durch zahlreiche Innovationen verzweigt und trägt unten schuppenförmige Niederblätter ohne Mittelnerven. Die Art ist monöcisch, die Gynöcien sind knospen-, die Andröcien becherförmig.

Es gibt zwei Arten von männlichen Sprossen:

1) Kurze, normal beblätterte Sprosse, aus der Spitze eines Stengels mit terminalem Gynoecium entspringend (Fig. 169, 2, links).

2) Längere Sprosse, mit weiter voneinander entfernten und breiteren Blättern, welche aus älteren Stengelteilen entspringen (Fig. 169, 2, rechts).

Außer diesen Sprossen gibt es den männlichen sehr ähnliche, welche jedoch in ihrem terminalen Becherchen keine Antheridien, sondern Brutknospen bilden (Fig. 169, 5, 6).

Tetraphis ist weiter dadurch interessant, daß am fadenförmigen Protonema blattartige Organe, sogenannte Protonemablätter, entstehen (Fig. 171, 4), an deren Basis die Knospen, welche sich zu der *Tetraphis*pflanze entwickeln, angelegt werden. Auch können am Protonema Brutknospen entstehen.

Die Kapsel ist langgestielt, Peristom und Deckel haben wir schon besprochen, die Calyptra ist mützenförmig und kahl.

Betrachten wir jetzt noch an der Hand der letzten Untersuchungen von JONGMANS die Protonemablätter und Brutknospen.

Protonemablätter sind bis jetzt nur von 3 Moosgattungen bekannt, nämlich von *Tetraphis, Oedipodium* und *Tetradontium.* Sie sind, wie der Name andeutet, blattähnliche Organe am Protonema, welche natürlich

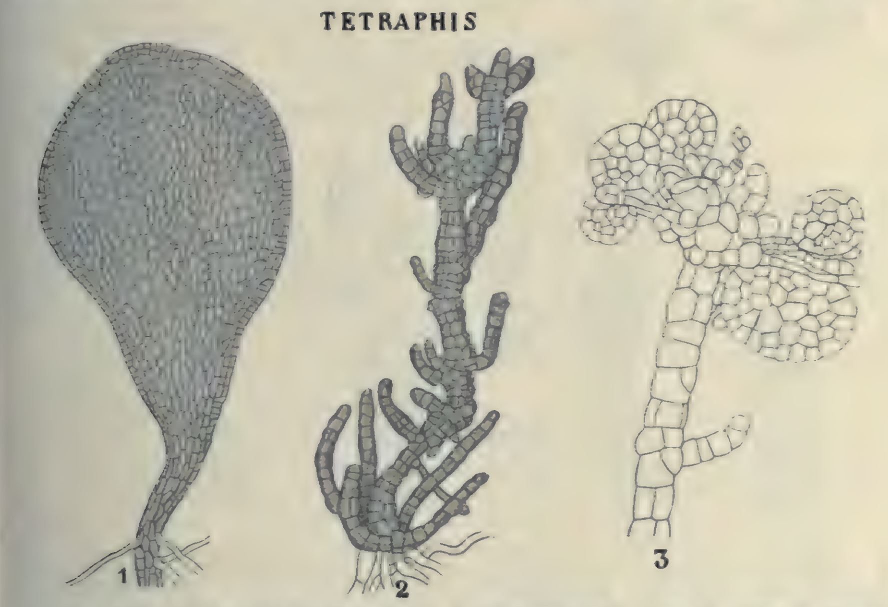


Fig. 170. Tetraphis pellucida. 1 Flächenvorkeim nach C. MÜLLER-BEROL. 2 Protonemabäumchen nach CORRENS. 3 Brutkörperbildung am Protonemabäumchen nach CORRENS.

die Photosynthese fördern und nach CORRENS in Beziehung stehen mit der geringen, an den Standorten von *Tetraphis* herrschenden Lichtintensität.

Sie entstehen bei *Tetraphis* nach CORRENS und JONGMANS aus einem Seitenzweige des Protonemas oder aus der Spitze des Protonemafadens selbst. Im Anfang wachsen sie mittels einer einschneidigen Scheitelzelle (Fig. 171, 7, 8), bis ein kurzer, aus dicken Zellen bestehender Faden gebildet ist. Dieser Faden kann bis 8 Zellen lang werden, ohne daß Längsteilungen in den Zellen stattfinden, oder aber diese können schon auftreten, nachdem 2—3 Zellen gebildet sind. Infolge dieser Längsteilung wird also der Faden schon plattenförmig, bald aber tritt eine zweischneidige Scheitelzelle auf (Fig. 171, 10), welche nun die Blattform weiter ausbildet, nach einiger Zeit aber nicht weiter funktioniert. Dann entwickelt sich das Protonemablatt mittels Randwachstum weiter. In erwachsenem Zustande sind die Protonemablätter

lang zungenförmig bis breit spatelförmig (Fig. 170, 1), an ihrem Rande können sie Rhizoide bilden. Auch können die Protonemablätter sehr unregelmäßige Gestalt annehmen, lappig werden, fadenförmige Auswüchse bilden etc., jedoch geschieht dies wohl nur unter ihrer Entwickelung weniger günstigen Bedingungen. Außer Protonemablättern beschreibt CORRENS sogenannte Protonemabäumchen (Fig. 170, 2), d. h. aufrechte, verzweigte, körperliche Bildungen, welche bei sehr geringer Lichtintensität entstehen und von CORRENS als Uebergangsgebilde zwischen Protonema und beblätterten Pflänzchen betrachtet werden. Sie können Schleimhaare und Brutkörper bilden.

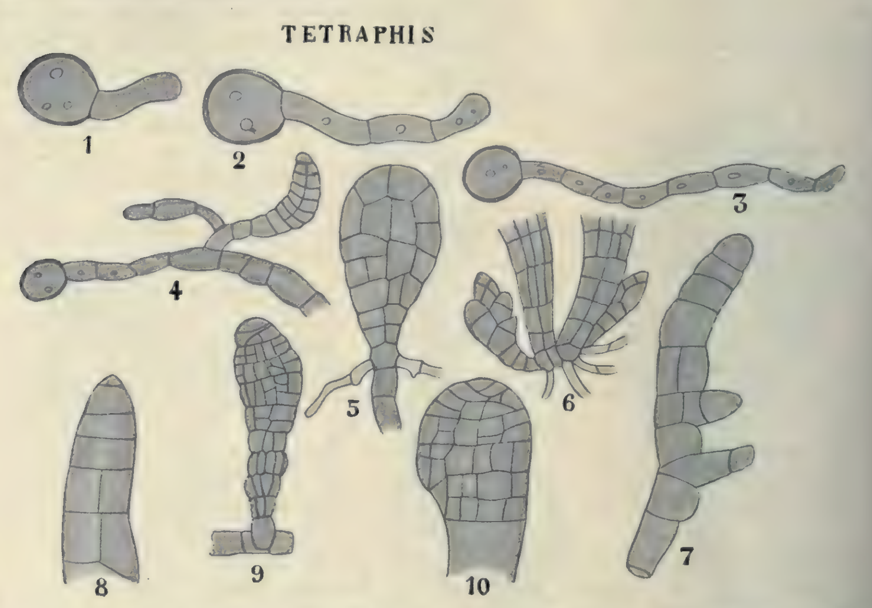


Fig. 171. Tetraphis pellucida. 1—3 Aufeinanderfolgende Keimungszustände der Spore: Fädiges Protonema. 4 Vorkeimfaden mit seitlich hervorsprossendem Flächenvorkeim (Protonemablatt), aus dessen Basalzellen ein neuer Fadenvorkeim austreibt. 5 Flächenvorkeim weiter entwickelt. 6 Bildung einer beblätterten Moosknospe aus der Basis eines Flächenvorkeimes (sämtlich nach BERGGREN). 7—10 Verschiedene Entwickelungsstadien der Protonemablätter nach JONGMANS, 7 und 8 noch mit einschneidiger Scheitelzelle, 9 wuchs im Anfang mit einschneidiger Scheitelzelle, dann hat die Anlage einer zweischneidigen begonnen, ist aber nicht vollendet und das Gebilde wächst wieder mit einschneidiger weiter. 10 Mit zweischneidiger Scheitelzelle.

Betrachten wir jetzt einmal die Brutkörperbildung an den beblätterten Pflänzchen. Sie gehört zu den ungeschlechtlichen Fortpflanzungsarten, welche bei den Moosen so sehr verbreitet sind und die von CORRENS äußerst sorgfältig in seinem 1899 (Jena, Fischer) erschienenen Buche: Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge“ untersucht wurden.

Mit Recht bemerkt RUHLAND in seiner Bearbeitung der Moose in ENGLER und PRANTL, daß die ungeschlechtliche Fortpflanzung bei den Moosen so vielseitig und so häufig ist wie bei kaum einer anderen Pflanzengruppe, die Pilze ausgenommen.

Offenbar bilden diejenigen Moose, bei denen die Befruchtung am schwierigsten ist, die meisten ungeschlechtlichen Fortpflanzungsorgane.

Von den in Deutschland wachsenden Moosen stellte es sich nach Ruhland heraus, daß Brutorgane bilden:

Unter den Arten mit Gametöcien . . . . 2,7 Proz.
unter denen, deren Geschlechtsorgane in Andröcien und Gynöcien differenziert sind, bei denen aber beide auf derselben Pflanze vorkommen . . . . 10,9 „
und bei denen, wo die Andröcien und Gynöcien auf verschiedene Pflanzen verteilt sind . . . . 84,6 „

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung geschieht bei den Moosen, indem fast jede Zelle der x-Generation, ja sogar der 2x-Generation, Protonema zu bilden vermag. So hat man Protonema aus abgeschnittenen Stengelstücken, Blättern, Seta, Paraphysen, Calyptra und Archegonienwand hervorsprossen sehen.

Oefters ist es die Scheitelzelle einer abgebrochenen Astspitze oder die Initiale eines Seitenzweiges, welche Protonema bildet, meistens aber sind es Oberflächenzellen des Stengels oder des Blattes, welche dies tun.

In beiden Fällen sind es vorgebildete Initialen, die sogenannten Nematogonen, welche das Protonema bilden. Diese Nematogonen sind durch ihr dichtes, embryonales Plasma, durch Differenzen in der chemischen Zusammensetzung, Farbe oder Dicke ihrer Membran kenntlich. Bei der Keimung können entweder die normalen, chemisch nicht veränderten Schichten der Außenwand abgeworfen werden, wodurch die Initiale sich mit einem Deckel öffnet, oder aber, es wächst ein chemisch modifiziertes Membranstück zu einer Protuberanz aus, die die Außenschichten der Wand durchbohrt.

Auch die Brutkörper entstehen aus solchen Nematogonen und das von diesen eventuell gebildete Protonema gleichfalls.

Die Brutkörper fallen meistens leicht ab; geschieht dies infolge einer Spaltung der das Brutorgan von seiner Nachbarzelle trennenden Wand, so nennt Correns diese Brutkörper schizolyte, geschieht es durch Desorganisation einer ganzen Zelle, so sind sie rhexolyt. Die dabei desorganisierende Trennungszelle nennt Correns Tmema. Ist diese Zelle eine der ursprünglichen Zellen des Brutkörperträgers und dadurch mehr oder weniger langgestreckt, so heißt sie Dolichotmema, ist sie aber aus der Teilung der Basalzelle des Brutkörpers hervorgegangen und dann meist scheibenförmig, so spricht Correns von einem Brachytmema.

In bezug auf die Bildungsweise der Brutorgane können wir unterscheiden:

I. Stengelbürtige, bei welchen die Scheitelzelle des losgelösten Teiles einfach weiter wächst.
   A. Ganze Brutpflänzchen, z. B. bei *Syrrhopodon prolifer,* wo sie an kurzen Rhizoiden gebildet werden.
   B. Bruchstämmchen, z. B. bei *Dicranum fragile,* deren Stämmchen sehr brüchig sind und in trockenem Zustande an beliebigen Punkten leicht zerstückeln.
   C. Bruchknospen, z. B. bei *Campylopus flexuosus,* welche gerade unter der Endknospe eine leicht abbrechende Gewebeschicht, die sogenannte Bruchzone, bilden.
   D. Brutzweige, z. B. bei *Mniobrium albicans,* wo die Bruchzone an der Basis der Zweige gebildet wird.

E. Brutknospen: Es sind dies verkürzte Brutzweige, deren Volum durch Speicherung von Reservesubstanzen zunimmt, während die Blätter reduziert werden. Den extremsten Fall zeigen die sogenannten Bulbillen von *Webera prolifera.* In diesen Fällen verliert aber die Scheitelzelle öfters das Vermögen zum Auswachsen, und die weitere Entwickelung findet mittels Nematogonen statt.

II. Blattbürtige, bei welchen die Keimung stets mittels Protonemabildung vor sich geht.

A. Bruchblätter. Diese sind morphologisch von gewöhnlichen Blättern nicht zu unterscheiden, zerbrechen aber leicht.
   a) Das Protonema entsteht aus den Deutern[1]), z. B. bei *Dicranum viride.*
   b) Die Nematogonen sind präformiert, z. B. bei *Grimmia fragilis.*

B. Brutblätter. Morphologisch von den gewöhnlichen Laubblättern unterschieden und mittels einer besonderen Trennungsschicht abfallend, z. B. bei *Dicranodontium longirostre.*

III. Protonemabürtige:

Brutkörper. Diese können sich sowohl auf normalem (primärem, reproduktivem), wie auf sekundärem (accessorischem) Protonema bilden. Ersteres entsteht aus der Spore, letzteres aus irgendeiner Zelle der x- oder 2x-Generation.
   a) Aus primärem Protonema, z. B. die schon besprochenen Brutkörper von *Funaria;*
   b) aus sekundärem Protonema, bei weitem der häufigere Fall.

Zu letzterer Gruppe gehören nun die Brutkörper in den Brutbecherchen von *Tetraphis,* welche wir jetzt besprechen wollen.

Wir sahen schon, daß die Brutkörper an der Spitze des Stengels vorkommen und von Hüllblättern umgeben sind, wodurch sie das Aeußere von Andröcien erhalten. Es kommen daneben aber auch Brutkörperanhäufungen vor, bei welchen die Hüllblätter stark reduziert sind, so daß das Ganze einem Pseudopodium von *Aulacomnium* ähnlich sieht.

Da nun die Brutbecherchen so sehr den Andröcien gleichen, kam Schimper auf den Gedanken, sie als vergrünte Andröcien zu betrachten. Die Aehnlichkeit ist aber nur äußerlich, die Brutkörper entstehen, wie Göbel vermutete und Jongmans nachwies, als Verbreiterungen von sekundärem, aus Oberflächenzellen hervorgegangenen Protonema. Auch findet man bisweilen Brutbecherchen (Fig. 172, 1), in denen neben Brutkörpern Archegonien vorkommen. Zwischen den Brutkörpern stehen Schleimhaare, welche ebenfalls als modifizierte Protonemafäden anzusehen sind. Beide entstehen aus dem oberen Teile der von der Scheitelzelle gebildeten Segmente. Schließlich kann auch die ganze Scheitelzelle zur Brutkörperbildung verbraucht werden; in anderen Fällen bleibt sie erhalten, wie Durchwachsungen beweisen.

---

1) Im Mittelnerven eines Moosblattes kann man weite, inhaltsarme Zellen unterscheiden: die Deuter, vermutlich Hadromzellen, und sehr dünnwandige, enge Zellen, die sogenannten Begleiter, vermutlich Leptoide.

Die Hüllblätter zeigen bei guter Ausbildung am oberen Rande eine Einbuchtung, welche dadurch verursacht wird, daß ebenso wie bei einem Farnprothallium die Scheitelzelle alsbald ihr Wachstum einstellt und Randwachstum anfängt (Fig. 172, 3—6). Da dieses Randwachstum seitlich vom Vegetationspunkt, und zwar auf beiden Seiten am ausgiebigsten ist, so entstehen in ähnlicher Weise wie beim Farnprothallium die Lappen.

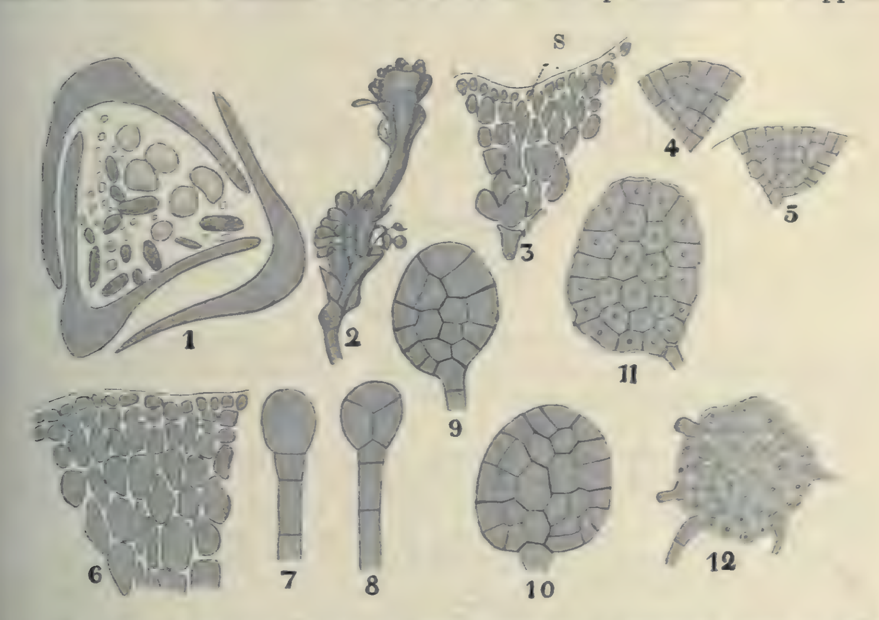


Fig. 172. Tetraphis pellucida, nach JONGMANS. 1 Querschnitt durch ein Brutkörperbecherchen mit Brutkörpern und Archegonien (oben rechts), dazwischen durchgeschnittene Haare und Brutkörperstiele. 2 Durchwachsung eines Brutkörperbechers: 3—6 Verschiedene Stadien der Entwickelung der Hüllblätter von den Brutkörperbecherchen. 4, 5 Aufteilung der Scheitelzelle in jungen Blattanlagen, 3 die Scheitelzelle S noch sichtbar. 6 Deutliches Randwachstum. 7—12 Entwickelung der Brutorgane nach C. MÜLLER-BEROL.

Die Brutknospen entstehen durch Teilung einer zweischneidigen Scheitelzelle, wie Fig. 172, 7—12 zeigen. Nematogonen kommen am Rande, gelegentlich auch an der flachen Seite der Brutkörper vor. Sie sind auf den reifen Brutkörpern, welche am Rande ein-, in der Mitte dreischichtig sind, an ihren kleineren Chloroplasten und am Vorhandensein einer Hervorwölbung der Membran kenntlich. Sie fallen mittels eines, hier ziemlich langen, Brachytmema ab.

Siebzehnte Vorlesung.

Schizodonten.

Haplolepideae.

Dicranaceales.

Die *Schizodonten* sind, wie wir sahen, dadurch charakterisiert, daß das Peristom, etwa in der bei *Funaria* beschriebenen Weise, durch Spaltung von Zellwänden entsteht, also nicht aus ganzen Zellen, sondern aus Wandstücken gebildet wird.

Wir können sie sofort in zwei große Gruppen, in *Haplolepideen* mit einfachem Peristom und in *Diplolepideen* mit vorwiegend doppeltem Peristom einteilen. Das einfache oder das doppelte Peristom erschöpft aber die Begriffe *Haplolepideae* und *Diplolepideae* nicht; gut zu unterscheiden sind sie durch folgendes Merkmal. Bei den *Haplolepideen* besteht jeder Peristomzahn aus einer Reihe von Außenplatten und zwei Reihen von Innenplatten; bei den *Diplolepideen* ist die Struktur des Peristomzahns gerade umgekehrt, indem nur eine Reihe von Innenplatten, dagegen zwei Reihen von Außenplatten vorhanden sind. Es gibt unter den *Diplolepideen* auch Formen mit einfachem Peristom, welche aber durch dieses Merkmal von den *Haplolepideen* zu unterscheiden sind. Betrachten wir zunächst die Gruppe der

Haplolepideae,

zu welcher die *Dicranaceales*, *Monocranaceales*, *Ditrichocranaceales* und *Platycranaceales* gehören, und fangen wir mit den

Dicranaceales

an. Diese Gruppe der Einfachzähner wird so genannt, weil die Peristomzähne meistens in zwei Schenkel gespalten sind. Bei den *Seligerieen*, welche ebenfalls hierher gehören, sind sie jedoch ungeteilt. Die Außenschicht ist meistens grubig längsgestreift und dünner als die Innenschicht, selten papillös, während die dickere Innenschicht mehr oder weniger vortretende Querleisten besitzt. Es ist entweder keine Basilarmembran [1]) vorhanden oder diese ist, bei den *Ditricheen* und *Trematodonten*, ausgebildet. Ein Vorperistom fehlt. Unter Vorperistom versteht man ein peristomartiges Gebilde, entstanden durch partielle Verdickung der periklinen Wände außerhalb der Peristomzone gelegener Zellreihen.

---

1) Man redet von einer Basilarmembran, wenn die Peristomzähne mit ihrer Basis seitlich verschmolzen sind.

Zu den *Dicranacealen* gehören drei Familien: die *Dicranaceae*, die *Leucobryaceae* und die *Fissidentaceae*, deren Beziehungen zueinander in folgender Weise dargestellt sein mögen.

<table>
<tr><td colspan="2">Dicranaceae.</td></tr>
<tr><td>I. Dicranum</td><td></td></tr>
<tr><td>Ia. Subgenus Paraleucobryum</td><td>——→ Leucobryaceae</td></tr>
<tr><td>II. Bryoxiphium</td><td>——→ Fissidentaceae</td></tr>
</table>

Da die beiden letzteren sich also von den

Dicranaceae

ableiten lassen, wollen wir diese Familie zuerst betrachten. Sie unterscheidet sich von den *Leucobryaceen* durch das Fehlen leerer, wasseraufsaugender Oberflächenzellen und von den *Fissidentaceen* durch das Fehlen eines dorsalen Blattflügels. Jedoch sind Andeutungen beider Eigentümlichkeiten bei den *Dicranaceen*, und zwar besonders bei *Paraleucobryum* und *Bryoxiphium* vorhanden.

Die *Dicranaceen* lassen sich charakterisieren als gewöhnlich in dichten Rasen wachsende Pflänzchen, mit allseitig abstehenden Blättern, welche meistens aus erweiterter Basis verlängert bis pfriemenförmig zulaufen und öfters (vergl. die Fig. 175, II von *Dicranum scoparium*) einseitig abgebogen sind. Die Blattflügelzellen sind öfters erweitert; die Laminazellen meistens glatt, parenchymatisch, nach der Spitze hin gestreckt, oft prosenchymatisch. Die Kapsel ist glatt, selten der Länge nach gefaltet, die Calyptra kappenförmig.

Zu den *Dicranaceen* gehören 8 Unterfamilien, aus denen ich je eine oder mehrere Arten mit Ihnen besprechen will. Folgende Bestimmungstabelle dieser Unterfamilien ist Brotherus entliehen.

A. Stengel aufrecht: Sporen stets einzellig.
- a) Meistens sehr kleine Pflänzchen. Zellen des Mittelnerven homogen; Peristomzähne breit, flach, ungeteilt, meistens glatt und in trockenem Zustande zurückgeschlagen, die Innenschicht sehr dünn; selten ohne Peristom . . . . *Seligereae*
- b) Die Mittelrippe mit medianen Deutern. Peristomzähne schmal, verlängert, meistens mehr oder weniger zweischenklig, gestreift oder papillös.
  - α) Blattflügelzellen nicht differenziert. Zellen der Lamina glatt.
    - I. Kapsel meistens mit langem Halse, mit zahlreichen Spaltöffnungen im schwammigen Halsgewebe oder im mittleren Teile der Kapselwand . . . . *Trematodonteae*
    - II. Kapsel ohne oder mit kurzem Hals. Spaltöffnungen sparsam auf dem Halsteile vorhanden oder gänzlich fehlend.
      - 1) Kapsel meistens unregelmäßig, geneigt, die Außenschicht der Peristomzähne grubig-längsgestreift . . . . *Dicranelleae*
      - 2) Kapsel meistens aufrecht und regelmäßig, die Außenschicht der Peristomzähne papillös oder gekreuzt quergestreift . *Ditricheae*

3) Kapsel aufrecht, regelmäßig, Peristom fehlend, Mittelrippe mit sehr schmalem Dorsalflügel . . . . *Bryoxiphieae*

β) Blattflügelzellen nicht differenziert. Die freien Wände der Laminazellen meistens stark mamillös aufgetrieben . . . . *Rhabdoweisieae*

γ) Blattflügelzellen differenziert, groß, wasserhell oder gebräunt . . . . *Dicraneae*

B. Stengel kriechend, mit aufrechten Zweigen, die Sporen (infolge der Keimung innerhalb der Kapsel) mehrzellig, aber n i e, wie BROTHERUS meinte, dimorph . . . . *Dicnemoneae*

Fangen wir nun unsere Betrachtungen mit der Unterfamilie der

Trematodonteae

an. Dazu gehören zwei Genera, welche sich in folgender Weise unterscheiden lassen:

A. Deckel entweder gar nicht differenziert, oder wenn, bleibend, Calyptra mützenförmig[1]) . . . . *Bruchia*

B. Deckel abfallend, Calyptra kappenförmig[2]) . . . . . *Trematodon*

Trematodon.

Das Genus *Trematodon* umfaßt kleine, gesellig wachsende Erd- oder Torfmoose, welche in 65 Arten über die ganze Erde verbreitet sind. Sie sind autöcisch, selten diöcisch. Die Seta ist gelb und sehr lang, die Kapsel infolge des meistens sehr langen Halses keulenförmig, mäßig gekrümmt (Fig. 173, I 1, 2). Die an der Basis zu einem niedrigen Hohlzylinder verschmolzenen Peristomzähne sind ungeteilt oder durchbrochen oder bis zur Basis zweischenkelig. Beim Subgenus *Gymnotrematodon* aus den Tropen der ganzen Welt fehlt jedoch das Peristom. Der Deckel ist so lang wie die Theca, schief geschnäbelt, die Calyptra aufgeblasen kappenförmig, nicht gewimpert.

Wie man sieht, paßt das Peristom nicht gut in die Gruppe der *Dicranaceen*, weshalb FLEISCHER *Trematodon* als Typus einer eigenen, nicht hierher gehörigen Familie betrachtet.

Zur Gattung

Bruchia

gehören 29 über alle Weltteile mit Ausnahme Asiens verbreitete Arten. Es sind kleine (Fig. 173, II), gesellig wachsende Pflänzchen, deren grünes Protonema perenniert; sie sind autöcisch[3]) oder paröcisch[4]); die abgebildete *B. brevifolia* ist autöcisch, der linke Zweig ist männlich, der rechte weiblich. Alle Repräsentanten sind peristom- und deckellos mit Ausnahme des Subgenus *Pseudotrematodon*, welches einen Deckel besitzt.

---

1) M ü t z e n f ö r m i g: Mehr oder weniger aufgeblasen kegelförmig; nicht gespalten, gerade über die Kapsel gestülpt.

2) K a p p e n f ö r m i g: An einer Seite gespalten und mehr oder weniger schief auf der Kapsel sitzend.

3) A u t ö c i s c h: Andröcien und Gynöcien an verschiedenen Achsen desselben Individuums.

4) P a r ö c i s c h (nebeneinander wohnend): Andröcien und Gynöcien an derselben Achse, aber doch getrennt.

Von der Unterfamilie der

Ditricheae

wollen wir die Genera *Ceratodon*, *Eccremidium* und *Pleuridium* besprechen.

Das Genus

Ceratodon

verdankt seinen Namen der Kombination der Wörter Keras (Horn) und Odon (Zahn), weil die Peristomzähne in trockenem Zustande wie ein Hammelhorn gekrümmt sind.

Ceratodon purpureus (Fig. 173, III) ist ein Kosmopolit, der auf allerlei Substrat vorkommt und infolgedessen habituell verschieden sein kann,

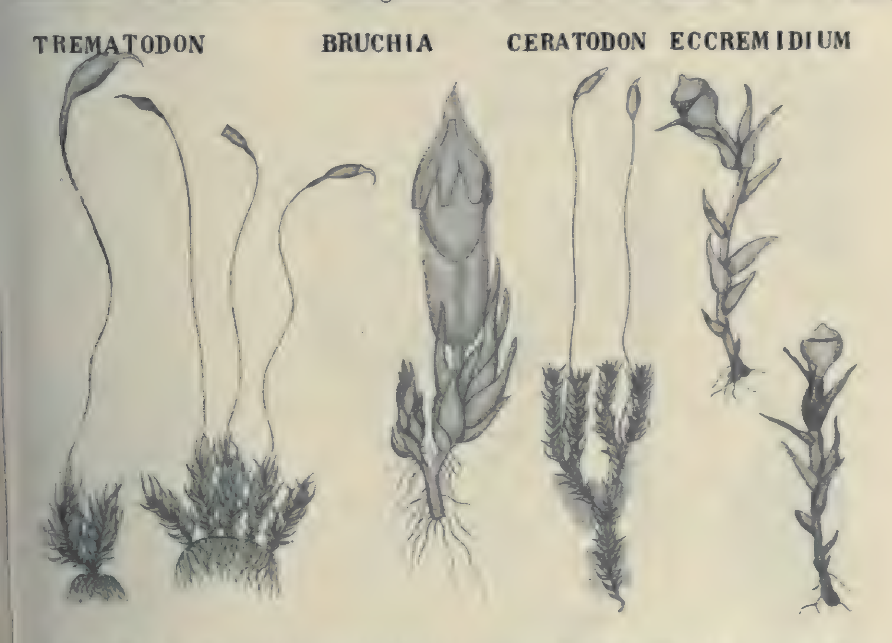


Fig. 173. I. Trematodon ambiguus, nach BRAITHWAITE. 1 einzelne Pflanze, 2 eine Gruppe von solchen. II. Bruchia brevifolia SULL., nach SULLIVANT, links der männliche, rechts der weibliche Sproß. III. Ceratodon purpureus, nach SCHIMPER. IV. Eccremidium Whiteleggei BROTH., nach SALMON.

so daß die Pflanze auf Exkursionen zu Heiterkeit Veranlassung geben kann. Die Kapsel hat eine lange Seta, ist geneigt bis horizontal, gebogen, glänzend rotbraun mit 4 unregelmäßigen, dunkleren Längsstreifen und in trockenem Zustande 4—8-faltig. Das Peristom besteht aus 16, fast bis zur Basis gespaltenen fadenförmigen Zähnen, welche einer Basalmembran aufsitzen, außen sind sie purpurn. Die Sporen sind gelb.

Das Genus

Eccremidium

umfaßt nur 4 Arten, alle aus Australien stammend. Sie sind sämtlich durch die sehr großen Sporen und durch das Fehlen eines Peristoms charakterisiert. Beim Subgenus *Pseudopleuridium*, das nur das in Fig. 173, IV abgebildete *P. Whiteleggei*, ein Erdmoos aus New Southwales,

umfaßt, haben die Blätter keine Mittelrippe, und Columella und Sporensack sind in reifem Zustande gänzlich resorbiert, so daß die Kapsel gänzlich mit den fast 1,5 mm großen Sporen gefüllt ist. Ein Deckel ist vorhanden.

Das Genus

Pleuridium

hingegen ist durch das Fehlen eines Deckels gekennzeichnet. Infolgedessen werden die Sporen so wie bei *Bruchia* durch Verwesung der Kapselwand frei; es fehlt denn auch ein Peristom.

Das in Fig. 174, I abgebildete *Pl. nitidum* ist ein kleines, grünes oder gelbgrünes Pflänzchen, das auf feuchtem Lehm oder Schlammboden

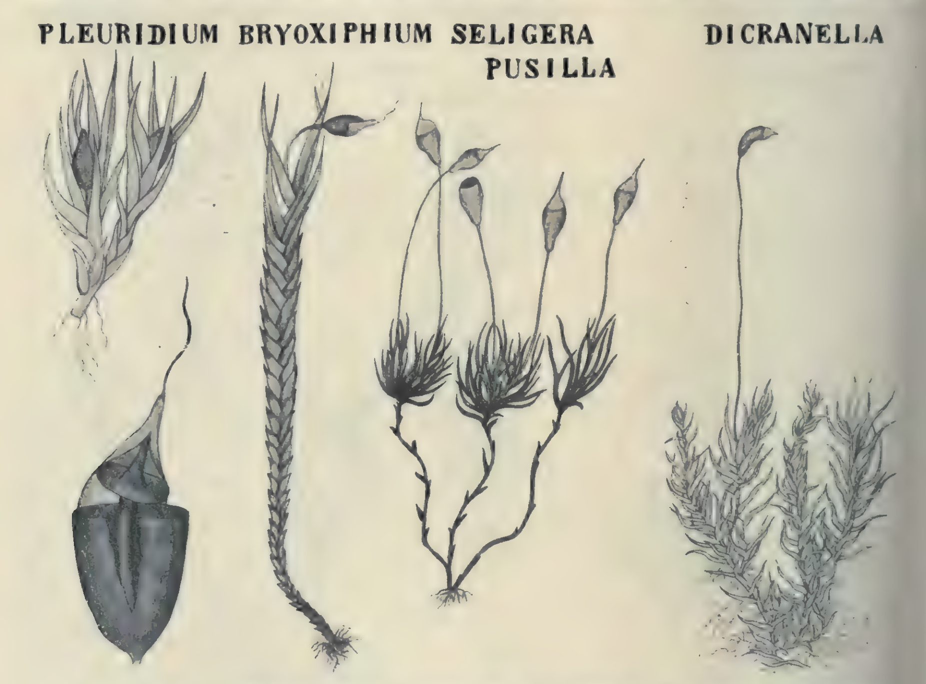


Fig. 174. I. Pleuridium nitidum, nach SCHIMPER. II. Bryoxiphium norvegicum MITT., nach BROTHERUS, rechts oben Habitus der fruchtenden Pflanze, links unten geöffnete Kapsel. III. Seligeria pusilla, nach SCHIMPER. IV. Dicranella varia, nach SCHIMPER.

gesellig wächst und an Grabenrändern oder auf Wiesen angetroffen wird; die Stengelchen sind kaum 5 mm hoch. Die Kapsel ist oval und hat ein gerades oder schiefes Spitzchen, glänzt nicht und ist schließlich wie die von *Eccremidium Whiteleggei* ganz mit den dunkel ockerbraunen Sporen gefüllt. Bisweilen werden gestielte und sitzende Brutknöllchen in den Blattachseln gebildet, nämlich bei der var. *bulbifera* BESCH., in Bull. Soc. bot. de France, 1862, p. 448.

Die Unterfamilie der

Bryoxiphieae

enthält nur eine Gattung, *Bryoxiphium*, mit 3 Arten, von denen eine im temperierten Nordamerika, eine in Mexiko und eine in Japan vorkommt.

Sie sind durch zweireihigen Blattstand (Fig. 174, II) und durch den Besitz eines sehr kleinen Dorsalflügels an der Mittelrippe des Blattes charakterisiert. Wir treffen hier also die erste Andeutung des *Fissidens*-Flügels an. Der Kapsel fehlt sowohl ein Annulus, wie ein Peristom, die Columella besteht aus einer Deckelcolumella und einer Kapselcolumella mit einer Erweiterung an der Grenze dieser beiden (Fig. 174, II, links unten), sie wird unregelmäßig zerrissen. Der Deckel ist schief geschnäbelt, die Calyptra kappenförmig.

Zur Unterfamilie der

Seligerieae

gehören 5 Genera, von denen ich

Seligeria

behandeln will. Dieses Genus umfaßt 15 Arten, von denen 14 in Europa vorkommen; eine Art ist in Asien endemisch und von den europäischen Arten kommen einige auch in Asien und Nordamerika vor. Außer *S. Doniana*, der einzigen dem subgenus *Anodus* angehörigen Art, haben alle Arten ein 16-zähniges Peristom.

Es sind sehr kleine Felsmoose, welche Kalkgestein bevorzugen. Der Stengel der in Fig. 174, III abgebildeten *S. pusilla* wird nur 1 mm hoch. Ein Annulus ist nicht ausgebildet, der Deckel ist lang und schief geschnäbelt, die Peristomzähne sind goldgelb, die Sporen winzig, goldbraun.

Zur Unterfamilie der

Dicranelleae

gehören die Genera *Dicranella, Longstroemia* und *Campylopodium,* von denen ich hier

Dicranella

besprechen will. Es sind meist diöcische, kleine, gesellig und in Rasen wachsende Erdmoose, mit aufrechten, spärlich wurzelnden, dicht beblätterten Stengeln (Fig. 174, IV). Die männlichen Pflänzchen sind meistens etwas kleiner als die weiblichen. Die Blätter sind gewöhnlich glänzend, aus scheidiger Basis meist plötzlich pfriemenartig zugespitzt oder erst allmählich linear bis pfriemenförmig zulaufend, aufrecht oder sichelförmig gebogen. Die Kapsel ist kurz, geneigt, unregelmäßig, kurzhalsig. Peristomzähne meistens vorhanden, 2—3-schenkelig, mit niedriger Basalmembran.

Zur Unterfamilie der

Rhabdoweisieae

gehören 5 Genera, von denen ich

Oreas

rwähne. Dieses Genus umfaßt nur eine Art, *Oreas Martiana* (Fig. 175, I), elche die alpine Region der Zentralalpen, des Kaukasus und des Iimalaya bewohnt, wo sie auf kalkfreien Felsen wächst.

Es ist eine autöcische Art, die ausgedehnte, sehr dichte und hohe, ahreszonen zeigende Polster bildet, welche dicht mit einem glatten, ostbraunen Wurzelfilz verwebt sind. Die Blätter sind im trockenen Zuande kraus, im feuchten aufrecht. Die Seta ist gelb, im feuchten Zuande hakenförmig gebogen, im trockenen aufrecht. Die Kapsel hat

8 dunkle Streifen und ist trocken grubig. Der Ring wird durch 1 oder 2 abgeflachte, bleibende Zellreihen ersetzt. Die Columella reicht bis tief in den Deckel hinein.

Von der Unterfamilie der

Dicraneae,

wozu eine Anzahl von Genera gehören, sollen die Genera *Dicranum* und *Campylopus* besprochen werden.

Das Genus

Dicranum

ist besonders interessant, weil bei ihm sogenannte Zwergmännchen, d. h. winzige männliche Pflänzchen vorkommen, und weil das Subgenus

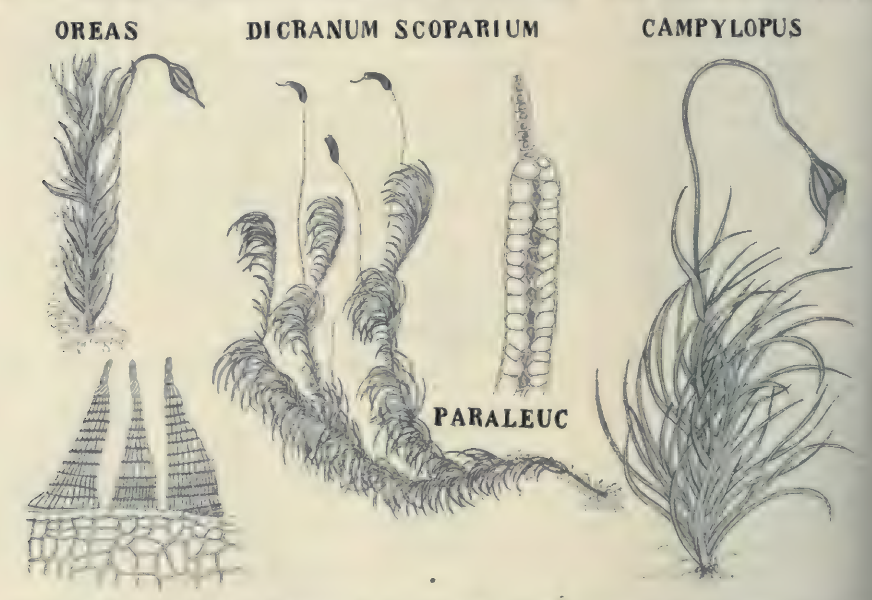


Fig. 175. I. Oreas Martiana BRID., nach LIMPRICHT; oben Habitusbild, unten Peristom. II. Dicranum scoparium, nach SCHIMPER. III. Paraleucobryum, Blattquerschnitt nach LIMPRICHT. IV. Campylopus fragilis, nach SCHIMPER.

Paraleucobryum sphagnumähnliche, wasseraufsaugende Zellen besitzt und so den Anschluß an das Genus *Leucobryum* der Familie der *Leucobryaceae* vermittelt, welches ebenfalls Zwergmännchen besitzt. Als Typus des Genus nehmen wir

Dicranum scoparium (Fig. 175, II),

ein diöcisches Moos, welches zweierlei Art von männlichen Pflanzen bildet, nämlich gewöhnliche, in eigenen Rasen wachsende und Zwergmännchen, winzige, knospenförmige Pflänzchen, welche im Wurzelfilz der weiblichen Rasen vorkommen, wo sie sich aus heruntergefallenen Sporen entwickelt haben.

Zwergmännchen sind bis jetzt bei Moosen aus sehr verschiedenen Gruppen bekannt geworden, z. B. bei *Dicranum* (Fig. 177, I, bei a), *Braunfelsia, Dicnemon* (Fig. 180, I, 4), *Leucobryum, Fissidens* (Fig. 176, II, 2),

Schlotheimia, Hypnum, Macromitrium (Fig. 177, II, 2—5), *Camptothecium* (Fig. 176, I, 2) und *Homalothecium.* Sie können sowohl aus primärem (z. B. *Macromitrium*) wie aus sekundärem (z. B. *Fissidens*) Protonema entstehen.

Ob echte Diöcie bei den Moosen vorkommt, ist eine noch ungelöste Frage. Zwar kennen wir rein männliche Pflanzen, aber auf demselben Protonema, an welchem sich diese bilden, können auch weibliche gebildet werden. In der Tat ist es bewiesen, daß Protonema, welches sich unter ungünstigen Bedingungen entwickelte, als die Spore nur wenig Nahrung fand, Zwergmännchen bildet, während gut genährtes Protonema weibliche Pflanzen hervorbringt.

Nun meint aber FLEISCHER, bei *Macromitrium* und bei *Schlotheimia Grevilleana* echte Diöcie nachgewiesen zu haben. Bei diesen

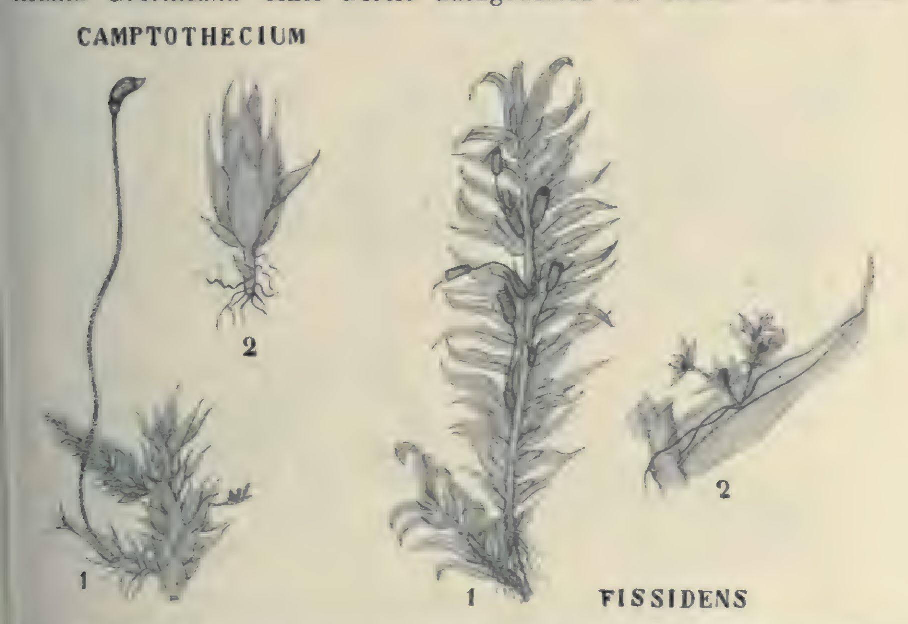


Fig. 176. I. Camptothecium aureum, nach SCHIMPER. 1 Weibliche Pflanze mit Zwergmännchen. 2 ♂ Zwergpflanze. II. Fissidens anomalus MONTG., nach FLEISCHER. 1 Habitusbild. 2 Zwergmännchen in der Blattscheide der ♀ Pflanze.

entstehen nämlich aus den Sporen, welche bei *Macromitrium* auf den gewöhnlichen Blättern (Fig. 177, II, 3), bei *Schlotheimia* sogar schon auf den Perichätialblättern der Gynöcien keimen, Protonemata, welche nur Zwergmännchen produzieren.

So scheint es also, als käme bei diesen Moosen physiologische Heterosporie vor, um so mehr, als weder bei *Macromitrium* noch bei *Schlotheimia,* im Gegensatz zu *Dicranum,* männliche Pflanzen normaler Größe bekannt sind, während überdies bei den *Macromitrium*-Arten mit Zwergmännchen 2 Arten von Sporen von sehr verschiedener Größe vorkommen, so daß hier sogar eine morphologische Heterosporie vorhanden zu sein scheint.

Mit Recht bemerkt aber GÖBEL dagegen, daß der Ort, wo die *Macromitrium*-Sporen keimen, nämlich auf den Blättern, ein sehr un-

günstiger ist und die Diöcie also auch hier noch recht gut durch die ungünstigen Bedingungen induziert sein kann, unter welchen sich das Zwergmännchen bildende Protonema befindet.

Bevor also die Existenz physiologischer Heterosporie bei Moosen einwandsfrei nachgewiesen ist, muß gezeigt werden, daß auch bei Aussaat auf günstigem Substrate *Macromitrium* Zwergmännchen bildet, und bevor morphologische Heterosporie erwiesen ist, ist zu zeigen, daß die kleinen Sporen von *Macromitrium* stets männliche, die großen stets weibliche Pflanzen liefern.

Kehren wir nach dieser Abschweifung zu *Dicranum scoparium* zurück. Die Rasen sind breit und locker, olivenfarbig bis bräunlichgrün, glänzend, und besitzen in mäßiger Quantität zuerst weißen, später aber braunen

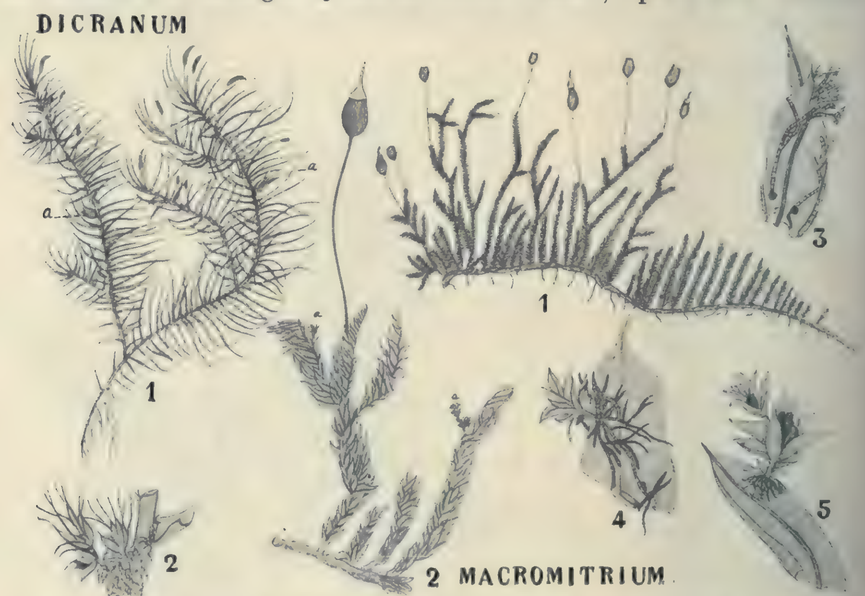


Fig. 177. I. Dicranum brevisetum DOZY et MOLK., nach FLEISCHER. 1 Fruchtende Pflanze mit daraufsitzenden Zwergmännchen (a). 2 Zwergmännchen, stärker vergrößert. II. Macromitrium Blumei NEES, nach FLEISCHER. 1 Habitusbild. 2 Desgleichen mit Zwergmmännchen bei a. 3 Stengelblatt mit Protonema treibenden Sporen, aus welchen sich Zwergmännchen entwickeln. 4 Junges Zwergmännchen. 5 Ausgebildetes Zwergmännchen.

Wurzelfilz. Der Stengel steht aufrecht, wird 10 cm hoch und höher, ist dünn und dreikantig und hat einen engen gelben Zentralstrang. Die Blätter sind meistens einseitswendig und sichelförmig. Die Seta ist lang. schließlich purpurn gefärbt und trägt die geneigte trübbraune Kapsel.

Das purpurfarbige Peristom hat bis über die Mitte gespaltene, an den Spitzen gelbe Zähne, welche von einer Basalmembran getragen werden. Die Sporen sind von ungleicher Größe. Die Art kommt auf den verschiedensten Substraten überall vor und ist wohl infolgedessen sehr formenreich.

Wichtig ist noch das Subgenus

Paraleucobryum (Fig. 175, III)

durch weißgrüne Rasen und eine fast die ganze Breite des Blattes einnehmende Mittelrippe gekennzeichnet, welche meistens 3- (sporadisch 4-

bis 5-)schichtig ist. Die äußeren Schichten der Mittelrippe bestehen aus dünnwandigen toten Leukocyten, nur die innere Schicht führt Chlorophyll.

Zu diesem Subgenus gehört z. B. *Dicranum albicans* (Bryol. Europ.), dessen Blattquerschnitt in Fig. 175, III abgebildet ist. Es ist ein ausgesprochen hochalpines Moos, welches von 1740—2900 m in den Alpen als Erdmoos an feuchten Stellen vorkommt, z. B. bei Partenkirchen in Bayern, und meistens steril ist.

Das Genus

Campylopus (Fig. 175, IV)

schließt sich an *Dicranum* Subgenus *Paraleucobryum* an, denn auch hier ist eine breite, bis $^3/_4$ der Blattbreite einnehmende Mittelrippe vorhanden, deren Außenzellen als Leukocysten ausgebildet sein können.

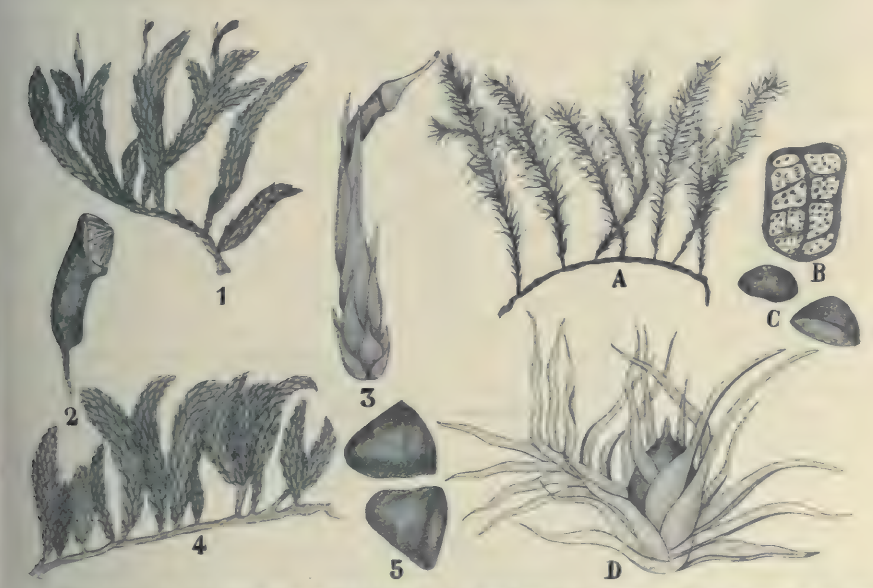


Fig. 178. I. Dicnemon calycinus. 1 Fruchtende Pflanze. 2 Entdeckelte Kapsel. 3 Fruchtast, eine Kapsel mit Deckel tragend. 4 Sterile Pflanze. 5 Sporen, nach HOOKER und FEDERLEY. II. Mesotus celatus MITT., nach FEDERLEY. A Fruchtende Pflanze. B Große Sporen. C Kleine Sporen. D Kapsel mit Tragästchen.

Es lassen sich folgende Subgenera unterscheiden:

A. Mittelrippe aus homomorphen Zellen gebildet. . *Pseudocampylopus*

B. Mittelrippe aus heteromorphen Zellen gebildet,

  α) ventrale Zellenleukocysten, dorsale Stereiden *Eucampylopus*

  β) ventrale und dorsale Zellenstereiden . . . . *Palinocraspis*

Die Gattung umfaßt etwa 500 Arten, welche über die ganze Erde mit Ausnahme der arktischen Zone verbreitet sind, ihre Hauptentwickelung erreicht sie aber in den Tropen.

Zur Unterfamilie der

Dicnemoneae

gehören 4 Genera, von denen ich *Dicnemon* und *Mesotus* hier besprechen will.

Dicnemon (Fig. 178, I)

umfaßt 6 Arten, welche in Australien, Neu-Guinea, auf Tahiti und auf den Fidji-Inseln vorkommen. Es sind schlanke bis kräftige Pflanzen, welche in dichten Rasen auf Bäumen vorkommen.

Der Stengel ist lang, kriechend, mit aufsteigenden oder aufrechten, dichtgedrängten Seitenzweigen. Die Perichaetiumblätter sind zu einem sehr hohen Zylinder zusammengewickelt (Fig. 178, I, 3). Die Seta ist kurz, gerade, ebenso wie die dickwandige Kapsel. Die Basalmembran des Peristoms ragt über die Urnenmündung hervor, die Peristomzähne sind sehr lang, bis nahe an die Basis zweischenkelig. Die Sporen sind vielzellig.

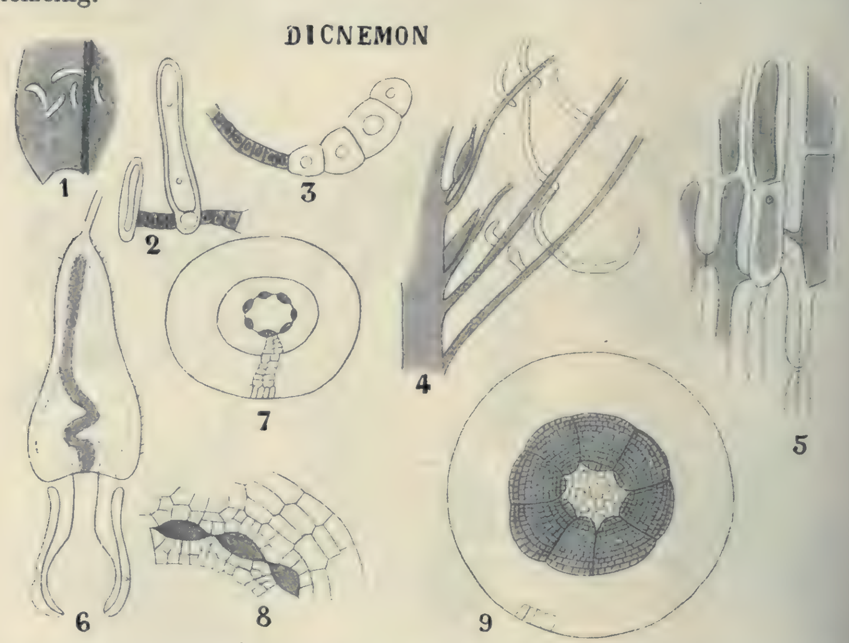


Fig. 179. Dicnemon calycinum und D. semicryptum, nach GÖBEL. 1 Oberansicht eines Stückes der Blattbasis mit „Borsten". 2 Stück eines Blattquerschnittes, welcher zwei Borsten getroffen hat. 3 Stück eines Querschnittes durch die Blattbasis. 4 Teil eines Längsschnittes durch ein Stämmchen, die Borsten entspringen auf der Ober- und Unterseite der längsdurchschnittenen Blätter. 5 Stück der Blattfläche von D. semicryptum in Flächenansicht mit „Schleimzelle". 6 Archegonium mit Embryo, letzterer gekrümmt. Die Calyptra schließt den Embryo nicht dicht ein, sondern bildet einen „Wasserbauch". 7 Querschnitt durch eine junge Kapsel; die Archesporzellen schraffiert. 8 Archespor mit Umgebung im Querschnitt. 9 Querschnitt durch den Kapselteil, die vielzelligen Sporenkörper und die Columella zeigend.

Die *Dicnemoneae* wurden vor kurzem (Flora 1906) von GÖBEL an von ihm selber in Australien gesammeltem Material näher untersucht.

Er fand nun zunächst an den Blättern von *Dicnemon calycinum*, welche er auf Baumzweigen auf der südlichen Insel Neuseelands ziemlich häufig antraf, eine anatomische Eigentümlichkeit, welche bei keinem andern Moose bekannt ist.

Das kahnförmige Blatt zeigt nämlich an verschiedenen Stellen sowohl der Ober- wie der Unterseite eigentümliche borstenförmige Anhängsel (Fig. 179, 1).

Diese sind zum Teil farblos, zum Teil braun, in letzterem Falle ist die Spitze heller gefärbt. Ihre Länge beträgt $^1/_4$—$^1/_2$ mm, sie sind 2—4 Zellen lang; deren Querwände dünn sind. Die Blattflügelzellen sind höher als die Laminazellen. Sowohl die Wände der Zellen dieser Borsten, wie die der Blattflügelzellen färben sich mit Kongorot, während die der übrigen Blattzellen dies nicht tun. Die Blattflügelzellen nehmen leicht Wasser auf, und wir dürfen also wohl annehmen, daß auch die Zellen der Borsten diese Eigenschaft besitzen. Der Längsschnitt eines beblätterten Stämmchens (Fig. 179, 4) zeigt, daß die Haare eine Art von Sparrenwerk zwischen den Blättern bilden, wodurch leicht Wasser festgehalten werden kann, eine Eigenschaft, welche diesen epiphytischen Moosen sehr zustatten kommen kann. Die von den Moospolstern festgehaltene Wassermenge kann bisweilen sehr bedeutend sein, sogar so groß, daß die letzte holländische Neu-Guinea-Expedition das daraus gepreßte Wasser als Trinkwasser benutzte. Bisweilen tragen die Borsten 1 oder 2 Seitenzweige, in welchem Falle sie an Protonemafäden oder an dessen Rhizoide erinnern.

In der Tat meint denn auch GÖBEL, sie als modifiziertes Protonema auffassen zu dürfen, und das um so mehr, als entsprechende Bildungen bei *Mesotus*-Protonema noch sehr ähnlich sind.

Bei *Dicnemon semicryptum,* der einzigen Art ohne Blattmittelrippe, fehlen diese Auswüchse. An ihrer Stelle sind auf der Blattfläche einige Zellen vorhanden, welche durch eine dünne Wand und aufliegenden Schleim gekennzeichnet sind (Fig. 179, 5) und deren Wand sich ebenfalls mit Kongorot färbt. Sie sind nur unausgewachsene Borstenzellen.

Die *Dicnemoneae* sind also alle durch mehr oder weniger reichliche Protonemabildung auf den Blättern charakterisiert. Am üppigsten ist diese bei *Mesotus* entwickelt, während das Protonema bei allen *Dicnemon*-Arten mit Mittelrippe zu eigentümlichen Borsten umgebildet ist und bei *D. semicryptus* zu einer Initiale reduziert wurde. Die Erleichterung der Wasseraufnahme ist für diese Moose um so wichtiger, als ihnen, außer in der Seta, ein Zentralstrang abgeht.

Daß die *Dicnemon*-Arten an periodisch auftretende Trockenzeiten angepaßt sind, geht auch aus dem Bau ihrer Fortpflanzungsorgane hervor.

Sowohl *D. calycinum,* wie *D. semicryptum* verdanken ihren Namen dem Umstande, daß die Sporogone an ihrer Basis von einem aus eigentümlich gebildeten Perichaetiumblättern bestehenden Hohlzylinder umschlossen sind (Fig. 178, 3). Diese Hülle entwickelt sich schon sehr frühzeitig am Gynoecium und schützt dieses gegen Austrocknung. Auf dem Boden dieses Perichaetiumzylinders befindet sich das befruchtete Archegon, von unbefruchtet gebliebenen umgeben. Die Calyptra ist fein papillös, und die Papillen nehmen in der Jugend Wasser auf; sie ist viel dicker als bei irgendeinem andern Moose und besteht aus etwa 12 Zellschichten, deren äußere stark verdickte Wände besitzen. Unten ist die Calyptra sehr weit (Fig. 179, 6) und in der Natur sicher wohl, wie die von gewissen *Funariaceen* mit Wasserbauch, mit Wasser gefüllt. Das junge Sporogon ist also sehr gut gegen Austrocknung geschützt.

Die Archesporzellen von *Dicnemon* (Fig. 179, 7, 8) sind dadurch eigentümlich, daß die angrenzenden Zellen jedesmal zwischen zwei Archesporzellen hineinwachsen, so daß schließlich die Archesporzellen an allen Seiten von nahrungsreichen sterilen Zellen eingeschlossen sind. Zweifellos sind die vielzelligen Körper (Fig. 179, 9), welche schließlich die Kapsel ausfüllen, aus dem Archespor entstanden; ob sie aber als gekeimte Sporen,

wie solche bei *Pellia* in der Kapsel vorkommen, aufzufassen sind, oder ob die Tetradenteilung ausgeblieben ist und es, morphologisch gesprochen, die Aequivalente von Sporenmutterzellen sind, muß dahingestellt bleiben. Bei weitem am wahrscheinlichsten ist die erstere Alternative; wir wollen sie denn auch weiterhin als solche annehmen. Diese Sporen entwickeln sich nun außerhalb des Sporogons weiter und bilden aus ihren Randzellen, sowie aus den Zellen ihrer Unterseite zunächst Rhizoide, womit der Körper dem Substrat angeheftet wird; erst danach entstehen in den Endzellen sehr kurzer Protonemafäden die Scheitelzellen, welche die Gametophoren bilden werden (Fig. 180, I, 2—3). Abnormerweise innerhalb des Sporogons weiter entwickelte Sporenkörper hatten Zwergmännchen gebildet (Fig. 180, I, 4), wohl infolge der schlechten Ernährungsbedingungen, denn es sind männliche Pflanzen normaler Größe bei dieser Art bekannt.

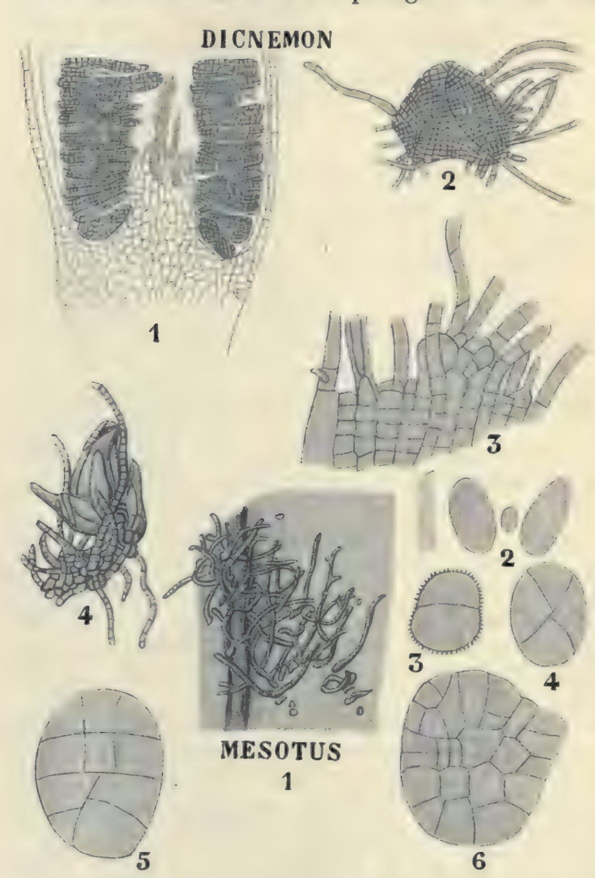


Fig. 180. I. Dicnemon. 1 Längsschnitt durch den basalen Teil eines Sporogons. 2 Keimung der vielzelligen Spore. 3 Randpartie einer solchen mit zwei Knospenanlagen. 4 Aus einem Sporenkörper hervorgegangenes Zwergmännchen. II. Mesotus alatus. 1 Flächenansicht der Unterseite eines Blattstückes. 2 Die Sporenkörper bei schwacher Vergrößerung, um ihre verschiedene Größe zu zeigen. 3—5 Sporen verschiedener Entwickelung aus einer und derselben Sporenkapsel. Sämtlich nach GÖBEL.

Das Genus

Mesotus

ist auf Australien beschränkt, wo es 2 Arten zählt.

Im Gegensatz zu *Dicnemon* ist die Kapsel fast ungestielt und die Calyptra mützenförmig, während diese bei *Dicnemon* kappenförmig ist. Die Peristomzähne sind ungeteilt oder nur sehr kurz gespalten.

Sehr üppig ist hier, wie GÖBEL nachwies (Fig. 180, II, 1), das wasseraufsaugende braune Protonema auf den Blättern entwickelt. BROTHERUS gibt an, daß die Sporen dimorph sind, indem rostfarbige kleine, und dickwandige grüne, sehr große vorkommen (Fig. 180, II, 2). GÖBEL konnte aber nachweisen, daß diese rostfarbigen Dinge keine Sporen sind, sondern dunkel gefärbte Hautfetzen. Zwar sind auch die echten Sporen verschieden groß, aber das rührt daher, daß die Sporen auch hier inner-

halb der Kapsel zu keimen anfangen, so daß Stadien verschiedener Größe vorhanden sind.

Damit ist also die Familie der *Dicranaceen* besprochen, und wir können an das Subgenus *Paraleucobryum* von *Dicranum* die Familie der

Leucobryaceae

anschließen. Sie umfaßt diöcische, perennierende Moose, welche auf feuchtem Wald- und Moosboden, auf Heiden, an Bäumen oder Felsen, aber nie unmittelbar auf Kalk vorkommen. Es sind kräftige bis schlanke Pflanzen, welche in dichten, weißlichblaugrünen bis silbergrauen Rasen vorkommen (Fig. 183, I). Die Stengel besitzen keinen Zentralstrang und meistens auch keine Wurzelhaare. Die Mittelrippe ist so breit geworden,

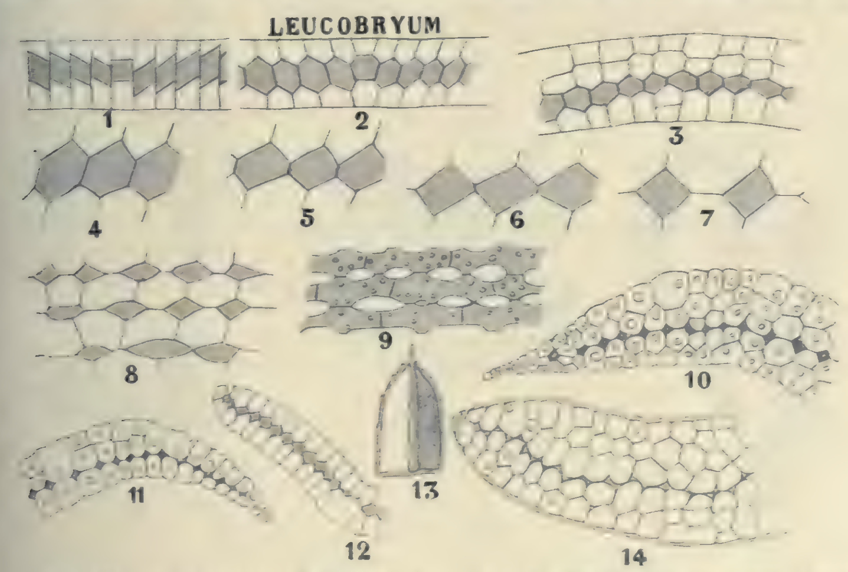


Fig. 181. I. Leucobryum glaucum. 1—9 Blattentwickelung, nach LORCH. 10—11 Blattquerschnitt nach LORCH. II. Leucophanes glaucescens C. MÜLL., nach FLEISCHER. 12 Querschnitt durch den oberen Blatteil. 13 Blattspitze. III. Octoblepharum albidum HEDW., nach FLEISCHER. 14 Querschnitt durch den oberen Blatteil. In sämtlichen Figuren sind die Chlorocysten schraffiert.

daß sie fast das ganze Blatt einnimmt. Sie besteht aus großen, 2—6 Zellenschichten einnehmenden, leeren, dünnwandigen Zellen mit durchlöcherten Wänden, sogenannten Leukocysten, und aus kleinen, bloß eine Zellschicht bildenden, polyedrischen, chlorophyllführenden Zellen, sogenannten Chlorocysten. Die Lamina selbst ist nur einschichtig, da aber die Mittelrippe so breit ist, ist die Lamina äußerst schmal, ja sie kann sogar an der Blattspitze ganz fehlen. Bevor man wußte, daß die Leukocysten der Mittelrippe angehören, beschrieb man das Blatt von *Leucobryum* oft als mittelrippenlos und betrachtete die Mittelrippe also als Lamina. Obenstehende Figuren zeigen uns, wie diese eigentümliche Blattstruktur entsteht.

Das zunächst einschichtige Blatt wird durch zwei perikline Wände dreischichtig (Fig. 181, 1). Die mittlere Schicht bildet die Chlorocysten, die äußeren die Leukocysten. Infolge verschiedenen Wachstums werden nun die Chlorocysten sechseckig, und darauf teilen sich die Leukocysten (Fig. 181, 3),

wodurch das Blatt vier- bis sechsschichtig wird. Darauf fangen die Leukocysten zu wachsen an und pressen die Chlorocysten auseinander, so daß zwischen je zwei Chlorocysten ein Leukocyst zu liegen kommt (Fig. 181, 4—7). Es werden also die Chlorocysten nicht ganz voneinander getrennt, da sie Ausstülpungen bilden, mittels welcher sie miteinander in Verbindung bleiben.

Die Kapsel ist geneigt, ohne differenzierten Ring. Das Peristom hat 16 zweischenkelige Zähne. Von vielen Arten sind die Früchte noch unbekannt, auch unser *Leucobryum glaucum* fruktifiziert nur selten. Vegetative Vermehrung durch Bruchblätter und Brutblätter ist aber sehr verbreitet. Bei *Leucobryum* sind Zwergmännchen bekannt.

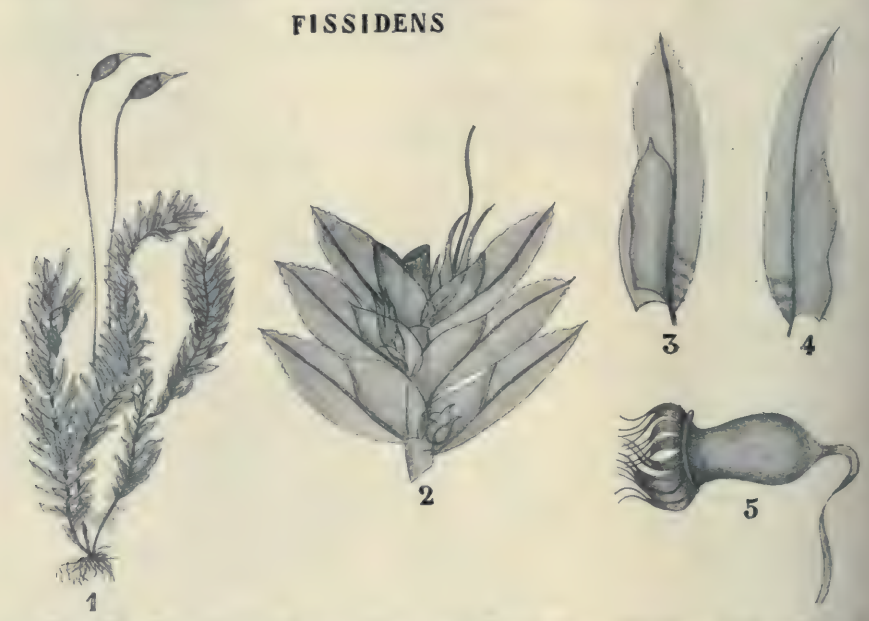


Fig. 182. Fissidens adiantoides, nach SCHIMPER. 1 Habitus. 2 Gametöcien in den Blattachseln. 3, 4 Abgelöste Blätter. 5 Kapsel.

Zu dieser Familie gehören die Genera: *Leucobryum*, *Ochrobryum*, *Schistomitrium* und *Cladopanthus*, von denen ich

Leucobryum (Fig. 183, I)

besprechen will. Dieses Genus umfaßt 121 Arten, welche meistens in den Tropen, auf Bäumen, Felsen und beschattetem Boden vorkommen. In Europa kommt nur eine Art vor, das in Fig. 183, I abgebildete *L. glaucum*, welches große silbergraue Polster auf schattenreichem sandigem Waldboden bildet und in Gelderland bei der Bevölkerung allgemein unter dem Namen Silbermoos bekannt ist. Die schönste Ansiedlung dieses Mooses sah ich auf der „Velhorst“ bei Almen, wo Riesenpolster von hohem Alter vorkommen. Die Art ist fast stets steril.

Als letzte Familie der *Dicranaceales* ist die der

Fissidentaceae

zu besprechen.

Sie sind durch zweizeiligen Blattstand und durch ihre eigentümlichen gekielten Blätter charakterisiert. Das Wachstum findet mittels

einer zweischneidigen Scheitelzelle statt, es haben aber, wie HOFMEISTER nachwies, die im Boden verborgenen jungen Sprosse eine dreiseitige Scheitelzelle, welche erst später in eine zweischneidige übergeht. Auch die am Stengel zweireihig inserierten Zweige haben erst eine dreischneidige Scheitelzelle und damit übereinstimmende Stellung der ersten Blätter, nach und nach aber verwandelt sich die Scheitelzelle in eine zweischneidige. Nur die Zweige von *Fissidens bryoides* haben von Anfang an eine zweischneidige Scheitelzelle.

Sehr merkwürdig ist die Blattform. Die ersten Blätter sind normale Moosblätter, und auch die späteren jungen Blätter zeigen zunächst nichts Besonderes. Aeltere Blätter aber sehen aus, als wären sie oberseits an der Basis gespalten, wodurch sie scheidenförmig werden. In der Tat aber ist diese Scheide das eigentliche Blatt, und das scheinbare Blatt ist nur ein außerordentlich entwickelter Dorsalflügel, welcher eine Mittelrippe bildet. Dadurch wird dieser Dorsalflügel in eine ventrale und eine dorsale Hälfte zerlegt.

Die Scheide, das eigentliche Blatt also, besteht aus zwei, meistens ungleichen Laminahälften, von denen die obere die größere, die untere meistens die kleinere ist (selten gleichgroß), diese befindet sich an der Schattenseite und ist dem Substrat zugewendet. Sie endet mit ihrem oberen Rande im Flügelteil oder in der Mittelrippe des Dorsalflügels (offene Scheide, Fig. 182, 3) oder trifft am Blattrande mit der oberen Hälfte zusammen (geschlossene Scheide, Fig. 182, 4).

Die Sporogone sind acrocarp oder pleurocarp, selten cladocarp. Die Seta ist 2 mm bis 1 cm lang, öfters an der Basis knieförmig gebogen. Das Peristom vom *Dicranum*-Typus besteht aus 16 gespaltenen rötlichen Zähnen.

Es gibt 2 Gattungen: *Fissidens* und *Moenckemeyera*, bei letzterer sind die Peristomzähne ungeteilt. *Fissidens* umfaßt etwa 570 Arten, welche über die ganze Welt verbreitet sind, jedoch wachsen die meisten in den Tropen und auf allerlei Substrat, auf Bäumen, an Felsen, ja sogar im Wasser. Daß man die *Fissidentaceae* von *Bryoxiphium* ableiten kann, sahen wir schon. *Fissidens anomalus* ist interessant durch das Vorkommen von Zwergmännchen, entstanden an einem sekundären Protonema, welches in der Blattscheide gebildet wurde.

Achtzehnte Vorlesung.

Schizodonten.

Haplolepideae.

Monocranaceales.

Die *Monocranaceales* besitzen im allgemeinen ein einfaches Peristom, welches jedoch bei einigen Arten der *Leucophanaceen* der Anlage nach doppelt oder von einem Vorperistom begleitet ist. Eine Basilarmembran fehlt stets, öfters auch das ganze Peristom. Die 16 Zähne sind meistens lanzettförmig, dick und rundlich, ungeteilt, selten durchbrochen oder zu 8 Zahnpaaren verbunden. Sie sind mehr oder weniger tief unterhalb der Mündung inseriert.

Beide Schichten sind von ungefähr gleicher, bisweilen aber von verschiedener Dicke. Auch bestehen beide Schichten meistens nur aus einer Plattenreihe, selten über ihre ganze Länge aus zwei Reihen (gewisse *Octoblepharum*-Arten). Die Platten sind meist rundlich bis unregelmäßig eckig, grob papillös oder mit welligen Streifen, selten glatt.

Es gehören hierhin 3 Familien:

A. Calyptra kappenförmig, abfallend.
   1) Blätter mehrschichtig, wie bei den *Leucobryaceen* aus dimorphen Zellen gebildet, aber mit Randstereom . . . . *Leucophanaceae*
   2) Blätter einschichtig, meist mit hyalinem Randstereom und hyalinen Blattbasiszellen . . . *Syrrhopodontaceen*

B. Calyptra bleibend, die Kapsel ganz einhüllend. Blätter ohne Randstereom, an der Basis hyalin, kein Peristom, Sporen durch Spalten in der Calyptra austretend . . . . *Calymperaceae*

Die Gruppe der *Leucophanaceae* zeigt viele Beziehungen zu den *Leucobryaceen* und wird denn auch von Brotherus nur als eine Unterfamilie der letzteren betrachtet. Das abweichende Peristom und zumal das häufige Vorhandensein eines Vorperistoms mit bisweilen wahrnehmbarer Membran, welche nach Fleischer als die Anlage eines Doppelperistoms betrachtet werden muß, berechtigt wohl besser, sie als Typus einer eigenen Familie zu betrachten.

Zur Familie der

Leucophanaceen

gehören 4 Genera, welche in folgender Weise unterschieden werden können:

1) Blätter mit Mittelstereom, eine Mittelrippe vortäuschend, und Randstereom. Chlorocysten einschichtig, auf dem Querschnitt viereckig, Leukocysten im oberen Teile des Blattes zumeist zweischichtig . . . . *Leucophanes*
2) Blätter ohne Mittelstereom, scheinbar ohne Mittelrippe.
   a) Chlorocysten einschichtig, drei-, selten viereckig, Leukocysten drei- oder mehrschichtig . . . *Octoblepharum*
   b) Chlorocysten in der Blattspitze dreischichtig, vier- bis siebeneckig, Leukocysten mehrschichtig, stets die Chlorocysten bedeckend . . . . . *Arthrocormus*
   c) Chlorocysten sowohl dorsal wie ventral an die Oberfläche des Blattes tretend, ja dort sogar bisweilen die Leukocysten bedeckend. Auftreten echter, einschichtiger, normaler, grüner Blattzellen . . . . *Exodictyon*



Fig. 183. I. Leucobryum glaucum, fruchtende Pflanze, nach SCHIMPER. II. Octoblepharum albidum (L.) HEDW., fruchtende Pflanze, nach HEDWIG. III. Arthrocormus Schimperi DOZY et MOLKENB., sterile Pflanze, nach DOZY et MOLKENBOER.

Etwas näher besprechen möchte ich bloß die Genera *Octoblepharum* und *Arthrocormus*. Zu

Octoblepharum (Fig. 183, II)

gehören Pflanzen, welche mehr oder weniger dichte unregelmäßige Polster bilden. Die Blätter sind steif, die Kapsel aufrecht, mit 8 glatten, gelblichen, oft rudimentären Peristomzahnpaaren. Bei *O. albidum* (Fig. 184, I) ist eine deutliche, hyaline, aus mehreren Schichten bestehende Membran vorhanden, welche vielleicht als Exostom betrachtet werden kann.

Jedes Zahnpaar besteht aus zwei, meistens über ihre ganze Länge verklebten, bisweilen durchbrochenen Zähnen. Etwa 18 Arten, sämtlich auf Bäumen in den Tropen lebend, sind bekannt.

Das Genus

Arthrocormus (Fig. 183, III; Fig. 184, II)

ist nahe mit *Octoblepharum* verwandt; es umfaßt zarte, sehr brüchige Pflänzchen mit dreikantigem Stengel und sehr deutlicher dreizeiliger Blattstellung, mit sehr dicht stehenden Blättern. Die Sporogone sind spitzenständig, meistens aber pseudolateral. Die Kapsel ist klein, aufrecht und trägt Spaltöffnungen. Das Peristom scheint der Anlage nach doppelt zu sein, die 16 kurzen lanzettförmigen Zähne sind durch eine vorliegende rudimentäre Membran verbunden.

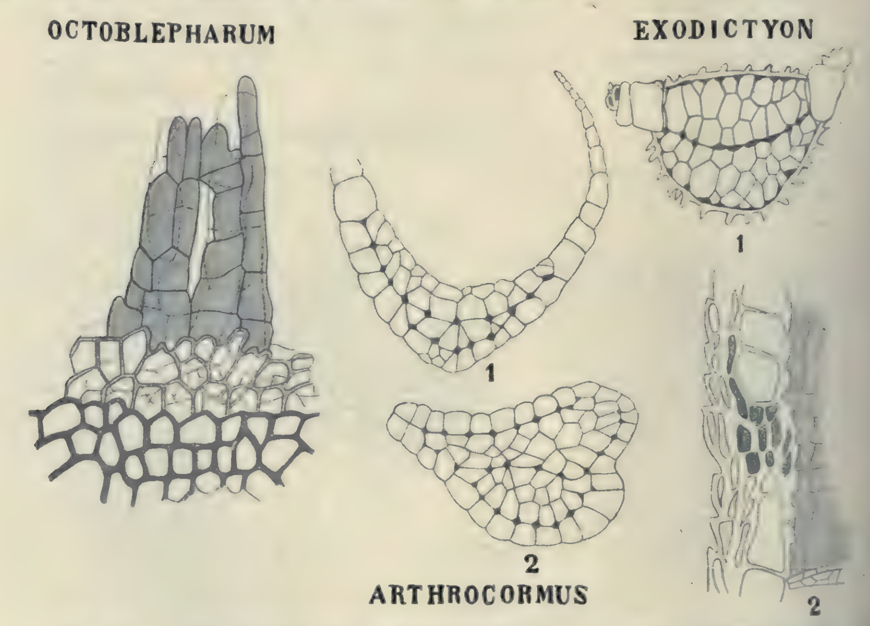


Fig. 184. I. Octoblepharum albidum Hedw. Peristom, nach Fleischer. II. Arthrocormus Schimperi Dz. et Mb., nach Fleischer. 1 Querschnitt der Blattscheide. 2 Ein solcher der Blattspitze. III. Exodictyon Blumei Fl., nach Fleischer. 1 Querschnitt im oberen Blattteil. 2 Stück der Blattlamina.

Nur eine Art, *A. Schimperi*, ist mit Sicherheit bekannt, sie wächst an Palmenstämmen im Malayischen Archipel und auf den Philippinen.

Die zweite Familie der *Monocranaceales* ist die der

Syrrhopodontaceae.

Es ist dies eine sehr formen- und artenreiche Familie, welche ausschließlich in tropischen und subtropischen Gegenden vorkommt, und zwar meistens an Bäumen. Sie besitzen unverzweigte oder dichotom verzweigte Stengelchen, nur bei *Thyridium* treffen wir einen kriechenden Stengel mit aufrechten Seitenzweigen an. Der Stengel ist rund und stets ohne Zentralstrang. Die Blätter stehen in mehreren Reihen, meist schopfig, die unteren sind kleiner als die oberen, sie haben stets eine

kürzere oder längere, **hyaline Scheide**. Die Lamina ist stets einschichtig, vielfach durch verlängerte und verdickte Exohyalocysten, welche meistens marginal, selten intralaminal verlaufen, gesäumt. Die Mittelrippe fehlt nie, springt meistens dorsal stark vor und ist oft mit großen Papillen oder langen Dornen besetzt. Blattzellen der Basis (Endohyalocysten) hyalin, dünnwandig, ohne Inhalt, mit Poren, wie bei den *Leucobryaceen* (Fig. 184, 2). Peristomzähne 16, mit rudimentärer, hyaliner Basilarmembran, welche vielleicht als Exostom gedeutet werden kann.

Brutkörper (Fig. 185, 8) auf gewöhnlichen oder auf umgebildeten Blättern mit langer austretender Mittelrippe.

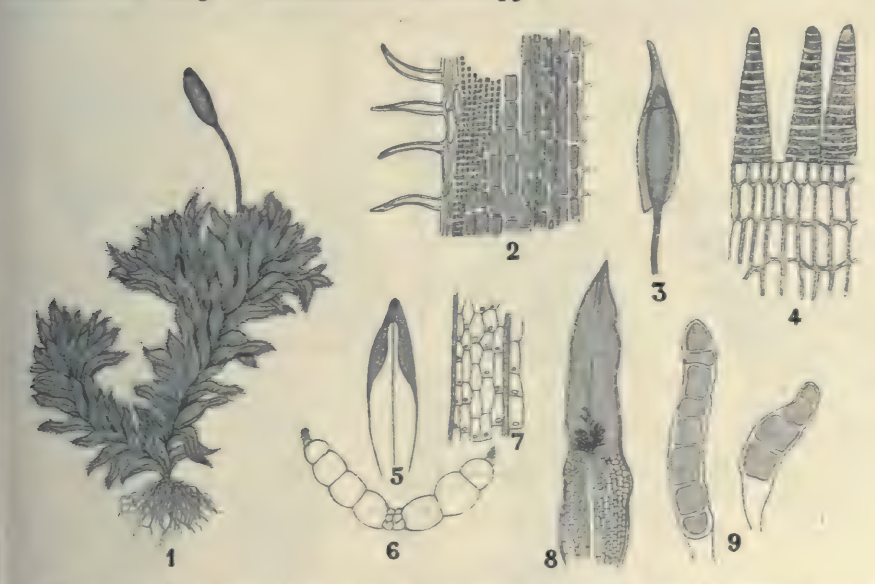


Fig. 185. Syrrhopodon. 1 S. ciliatus SCHWGR. Habitusbild, nach DOZY et MOLKENB. 2 Blattgrund. 3 Kapsel. 4 Peristom. 5—7 S. revolutus, nach GÖBEL. 5 Blatt schwach vergrößert, die chlorophyllhaltigen Teile schraffiert. 6 Querschnitt durch den unteren Teil eines Blattes. 7 Flächenansicht des unteren Teiles, die mechanischen Zellen sind nur durch Schraffierung angegeben, die leeren, mit Löchern versehen, treten deutlich hervor. 8—9 S. tjibodensis, nach FLEISCHER. 8 Blatt mit Brutkörpern. 9 Brutkörper.

Es gibt nach der üblichen Einteilung zwei Genera: *Thyridium* und *Syrrhopodon*, welches letztere in die Untergattungen *Leucophanella*, *Paracalymperes* und *Calymperidium* zerfällt. Letztere ist aber wohl besser als besondere Gattung aufzufassen.

Das Genus

Syrrhopodon

ist sehr groß. Wie schon bemerkt, ist der Blattbau der Wasseraufnahme angepaßt; bei *S. revolutus* (Fig. 185, 5—7) ist nur die Spitze des Blattes chlorophyllhaltig und der ganze untere Teil aus Leukocysten aufgebaut, letztere sind nur mittels der nötigsten mechanischen Elemente verbunden.

Bei *Syrrhopodon tjibodensis* (Fig. 185, 8—9) konnte FLEISCHER vielzellige Brutkörper nachweisen, welche aus der Mittelrippe der Blätter an der Grenze zwischen dem hyalinen und grünen Teil der Lamina entspringen.

Das Genus

Calymperidium

unterscheidet sich von *Syrrhopodon* durch das Fehlen der hyalinen Randzellen (Fig. 186, I, 1). Die Randzellen sind hier den Laminarzellen gleich oder etwas mehr gestreckt.

Die Familie der

Calymperaceae

wird gekennzeichnet durch den Umstand, daß die Sporen durch Spalten in der bleibenden Calyptra austreten (Fig. 186, II, B). Die Columella ist kräftig entwickelt und reicht bis in den Deckel, mit dem sie meistens sogar noch bei Sporenreife verbunden ist. Ein Peristom fehlt stets.

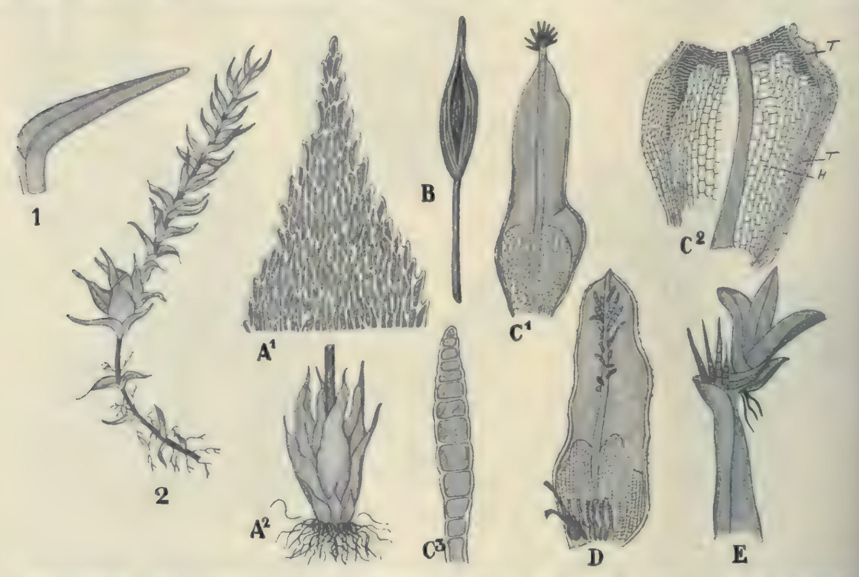


Fig. 186. I. Calymperidium Mülleri DOZY et MK., nach DOZY und MOLKENBOER. 1 Blatt. 2 Habitus. II. Calymperes. A^1 Blatt. A^2 Unterer Teil einer weiblichen Pflanze von C. spec., nach DOZY et MK. B Sporogon mit Haube und Vaginula von C. Nietneri C. MÜLL., nach FLEISCHER. C^1 Blatt mit Brutkörpern. C^2 Blattscheide mit Teniolen (T) und Hyalocysten (H) von C. Hampei, nach FLEISCHER. D Calymperes gemmiphyllum FL. Stengelblatt mit Brutkörpern und Archegonien, nach FLEISCHER. E C. Dozyanum MITT. Bildung einer jungen Pflanze an der Blattspitze, nach FLEISCHER.

Blätter mit meistens intralaminal verlaufenden Teniolen (hyalinen, engen, langgestreckten, etwas verdickten Zellen).

Zu dieser Familie gehört nur ein Genus

Calymperes,

das allerdings etwa 120 Arten umfaßt. Fast alle sind Rindenmoose der Tropen, sehr selten Felsbewohner und zwar rasenbildende oder in Gruppen wachsende, meistens 0,5—2, selten bis 5 cm oder höhere Moose. Stengel unverzweigt oder dichotom verzweigt, ohne Zentralstrang. Blätter mit hyaliner Scheide, Mittelrippe oft austretend, mit Brutknospen, an ihrem Ende oder weiter unten inseriert, bisweilen ein junges Pflänzchen an der Blattspitze bildend.

Neunzehnte Vorlesung.

Schizodonten.

Haplolepideae.

Ditrichocranaceales und deren Beziehungen zu den Encalyptaceen.

Die *Ditrichocranaceales* sind charakterisiert durch die haarförmigen Peristomzähne. In einigen Fällen aber fehlt das Peristom. Es hat 16 Zähne, welche auf einer niedrigen oder hohen, bisweilen röhrenförmigen Basilarmembran inseriert sind, auch können 32 fast stielrunde, meist linksgedrehte Peristomzähne vorhanden sein, welche aber ursprünglich auf 16 Zähne zurückgeführt werden können. Oefters sind die Peristomzähne in zwei Schenkel gespalten.

Man kann die *Ditrichocranaceales*, wie folgt, in 3 Familien zerlegen:

I. Gynöcien meistens kladogen. Kapsel ohne Luftraum, ohne Spaltöffnungen . . . . *Cinclidotaceae*

II. Gynöcien akrogen. Kapsel mit Luftraum und mit Spaltöffnungen.

a) Blätter schmal, oft lineär-lanzettförmig, nie am breitesten oberhalb der Mitte. Mittelrippe meistens mit mehreren Deutern, ohne Leptoide und mit zwei Stereidenbändern. Zellen oben klein, Calyptra meist kappenförmig . . . . *Trichostomaceae*

b) Blätter meistens breit, ei- bis spatelförmig, Mittelrippe mit zwei medianen Deutern, mit Leptoiden und nur mit einem Stereidenband. Zellen nach oben zu meistens locker, unten verlängert. Calyptra meist kappenförmig . . . . *Pottiaceae*

Die

Trichostomaceae

sind autöcisch oder diöcisch, selten synöcisch [1]) oder polyöcisch [2]). Meistens ein deutlicher Zentralstrang vorhanden, selten fehlend. Aufrecht wachsend, unverzweigt oder gegabelt bis büschelig verzweigt. Seta meistens terminal an den Hauptsprossen, selten auf lateralen Kurzsprossen, meistens lang und gerade. Peristomzähne meistens frei.

---

1) Antheridien und Archegonien in einem Gametoecium.

2) Bei derselben Art kommen hermaphrodite neben weiblichen und männlichen Pflanzen vor.

Von den vielen hierher gehörigen Gattungen will ich nur drei besprechen, welche, wie folgt, zu unterscheiden sind:

I. Ohne Peristom, Deckel nicht abfallend . . . . . . *Astomum*
II. Mit Peristom, Deckel abfallend, Peristomzähne kurz, oft rudimentär . . . . *Weisia*
III. 32 spiralig linksgewundene Peristomzweige mit sehr langen Zähnen . . . . *Barbula*

Die Gattung

Weisia (Fig. 187, I)

umfaßt einige zwanzig Arten, welche, am Boden wachsend, in allen Weltteilen vorkommen. Es sind rasig wachsende kleine Moose mit reichlicher Zweigbildung. Die Stengel haben einen Zentralstrang, sind dichtbeblättert,

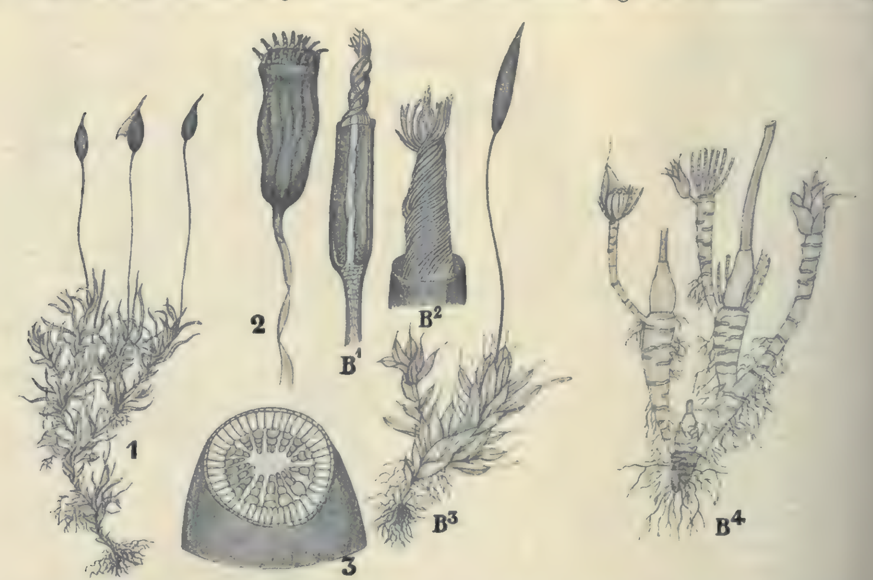


Fig. 187. I. Weisia viridula, nach SCHIMPER. 1 Habitus. 2 Kapsel. 3 Peristom. II. Barbula muralis, nach SCHIMPER. B[1] Längsschnitt durch die Kapsel. B[2] Peristom. B[3] Habitus einer fruchtenden Pflanze. B[4] Entblätterte Pflanze, um die Stellung der Geschlechtsorgane zu zeigen.

und die oberen Blätter sind die größten. Die Blätter im trockenen Zustande kraus, meistens lanzettlich pfriemenförmig, gekielt, mit kräftiger Mittelrippe, welche als kurze Stachelspitze über die Lamina hervorragt. Die Perichaetiumblätter von den Laubblättern nur wenig verschieden. Seta gerade oder etwas gebogen, meistens länger als die Hüllblätter. Kapsel aufrecht und regelmäßig oder wenig geneigt mit gewölbtem Rücken, engmündig, später meistens schwach gefaltet. Wand der Kapsel nach der Mündung zu mehrschichtig. Das tief unterhalb der Mündung inserierte Peristom infolgedessen nach innen vorgerückt. Zähne kurz und oft rudimentär, ungeteilt.

Die Gattung

Barbula (Fig. 187, II).

umfaßt etwa 240 über die ganze Welt verbreitete Arten, die meisten aber in der gemäßigten Zone; 18 in Europa.

Es sind diöcische, meistens schlanke Pflanzen, welche in mehr oder weniger hohen und dichten, grünen bis bräunlichen Rasen am Boden, auf Mauern und Felsen vorkommen. Der Stengel führt einen Zentralstrang, bildet an der Basis Rhizoide, ist dicht beblättert und dichotom verzweigt. In feuchtem Zustande stehen die Blätter ab, sind gekielt, eiförmig bis lanzettlich, linealisch, mit zurückgerollten, selten flachen Rändern. — Mittelrippe kräftig, bis an die Spitze des Blattes reichend oder sogar austretend. Seta lang und meistens gerade. Kapsel gerade, selten etwas geneigt, mitunter schwach gekrümmt. Ring ausgebildet oder fehlend. Peristom selten rudimentär oder fehlend, unterhalb der Mündung inseriert. Basaltubus lang, die 32 fadenförmigen Peristomzweige 1—4 mal spiralig linksgewunden, papillös. Sporen klein. Deckel kegelförmig, geschnäbelt. Calyptra kappenförmig, langgeschnäbelt.



Fig. 188. Peristomformen verschiedener Moose, nach GÖBEL, SCHIMPER, BRAITHWAITE und ENGLER und PRANTL. I. Barbula. 1 Barbula unguiculata geschlossen, 2 geöffnet. 3 Barbula subulata. II. Dicranella. III. Orthotrichum. O¹ O. urnigerum. Kapselmündung im trockenen Zustand. Das äußere Peristom abstehend, Zähne des Endostoms nach einwärts gekrümmt. O² Mündung der Kapsel von O. callistomum, von oben gesehen. Exostom zurückgeschlagen, die Zähne des Innern oben zusammenhängend. IV. Buxbaumia. A Peristom von außen gesehen, B einen Teil desselben im Längsschnitt. V. Conostomum. 1 Habitus. 2 Haube. 3 Kapsel mit Peristom. VI. Funaria. Mündung der Kapsel, von oben gesehen.

Vegetative Vermehrung durch Brutkörper und Brutblätter. Bei gewissen *Barbula*-Arten ist der Basaltubus sehr lang, und es stellt sich heraus, daß jede seiner Zellenreihen sich in zwei Zähne spaltet.

Wir wollen diese Gelegenheit benutzen, um einmal zu sehen, in welcher Weise die Peristome an der Ausstreuung der Sporen beteiligt sind. Es wurde dies speziell von GÖBEL (Flora 1895) untersucht.

Er unterscheidet folgende Gruppen:

A. Nur das Peristom ist wirksam.

I. Es dient nur dazu, um mit Hilfe seiner hygroskopischen Eigenschaften bei feuchtem Wetter die Kapsel zu schließen.

Beispiele: *Ceratodon purpureus, Barbula.* Bei letzterer strecken sich bei feuchtem Wetter die Peristomzähne, wodurch sie sich dicht aneinander schließen; bei trocknem Wetter verkürzen sie sich, und dadurch entstehen breite Spalten zwischen ihnen, durch welche die Sporen austreten. Da die Spalten sehr weit sind, ist noch nicht, wie bei der folgenden Gruppe, für eine ganz allmähliche Ausstreuung gesorgt.

II. Es vermittelt überdies eine ganz allmähliche Ausstreuung der Sporen.

1) Bei Formen mit einfachem Peristom:

a) durch Entwickelung von langen Peristomzähnen, welche auch in trocknem Zustande über die Kapselmündung gebogen bleiben, z. B. bei *Dicranella*;

b) dadurch, daß sie an den Spitzen verbunden bleiben, z. B bei *Conostomum,* bilden die Zähne einen Kegel mit 16 Längsspalten, welche sich bei feuchtem Wetter schließen. Vielleicht ist eine solche durchbrochene Platte wohl ein primitiverer Zustand als freie Zähne.

2) Bei Formen mit doppeltem Peristom, bei welchem das Endostom meistens nicht hygroskopisch ist,

a) indem das Endostom nur dazu dient, die Kapselmündung enger zu machen, das Exostom, um diese Oeffnung abzuschließen;

α) das Endostom besteht aus losen Zähnen (*Orthotrichum urnigerum*);

β) die inneren Zähne hängen zusammen und bilden einen Streuapparat (z. B. *O. callistomum*);

γ) die Zähne des Exostoms hängen mit den Spitzen zusammen. Die inneren Peristomzähne biegen sich so, daß sie die Zwischenräume zwischen den Zähnen des Exostoms, wo diese am weitesten sind, enger machen. Bei feuchtem Wetter werden diese Spalten durch Bewegungen des Exostoms ganz geschlossen (*Funaria*);

δ) das Endostom bildet einen engmündigen Trichter, welcher von einer gefalteten Haut gebildet wird, das rudimentäre Exostom besteht aus kleinen Zähnen (*Buxbaumia indusiata*). Bei Erschütterung werden die Sporen aus der Trichteröffnung herausgeblasen;

b) das innere Peristom dient auch dazu, die Sporen fortzuschleudern, z. B. bei *Mnium cuspidatum.* Bei dieser Art ist die Kapselmündung nach unten gerichtet, wodurch die Sporen in den Peristomtrichter hineinfallen; sie fallen aber noch nicht aus diesem heraus, sondern werden von den Schleuderhaaren fortgeworfen.

B. Auch die Columella ist wirksam:

1) durch die Ausbildung einer scheibenförmigen Verbreitung an der Spitze.

So z. B. bei *Splachnum.* Wenn die Kapsel unter Verkürzung eintrocknet, werden die Sporen von der Columella schon zum Teil hinausgepreßt, während sich das Peristom öffnet. Bei feuchtem Wetter streckt sich die Kapsel wieder, und die Peristomzähne schließen sich. Die meisten Sporen werden aber hier — ein bei

den Moosen einziger Fall — von Fliegen verbreitet, welche durch die hellgelbe oder rote Apophyse angelockt werden. Aus diesem Grunde kommt *Splachnum* so oft auf Kuhfladen vor, da die Fliegen auf diesen ihre Eier ablegen;

2) indem ein Teil der Columella als Epiphragma stehen bleibt, durch welches die Peristomzähne mit den Spitzen verbunden sind (die Porenkapsel der *Polytrichaceen*).

Das dritte zu besprechende Genus der *Trichostomaceae* ist

Astomum (Fig. 190, I).

Hierzu gehören 21 Arten aus allen Weltteilen, von denen 4 in Europa vorkommen. Es sind autöcische, selten polyöcische, kleine,



Fig. 189. Peristomformen verschiedener Moose. I. Mnium cuspidatum, nach GÖBEL. II. Splachnum luteum, nach HEDWIG. 1 Geöffnete Kapsel mit Apophyse. 2, 3 Schema für die Oeffnung der Kapsel, nach BRYHN. P Porenkapsel von Polytrichum, nach WETTSTEIN.

gesellig bis rasig wachsende, glanzlose Erdmoose. Im Stengel haben sie einen wenigzelligen Zentralstrang, der Stengel trägt spärliche Wurzelhaare und ist dicht beblättert. Die Kapsel auf gerader, kurzer Seta, meist zwischen die Perichaetiumblätter eingesenkt, fast kugelig bis elliptisch, mit kleinem Deckelchen, welches sich öffnet, ohne Peristom.

Zur Familie der

Cinclidotaceae

gehört nur eine Gattung,

Cinclidotus (Fig. 190, II),

mit 6 Arten, in allen Weltteilen, außer Australien, 4 in Europa. Es sind diöcische, große, meistens flutende Wassermoose, olivenfarbig bis schwarzgrün. Die unteren Stengelteile sind schwarz und mit dichten rotbraunen Rhizoiden am Substrat befestigt. Zentralstrang sowie Luft-

raum im Peristom fehlen, ebenso die Spaltöffnungen. Peristom tordiert wie bei *Barbula,* Schenkel der Peristomzähne durch Querbalken verbunden.

Von der Familie der

Pottiaceae

will ich 4 Gattungen, nämlich *Pottia, Phascum, Acaulon* und *Aloina* besprechen.

Sie können in folgender Weise unterschieden werden:

A. Blätter glatt.
  I. Vollkommen cleistocarp, jede Spur eines Deckels fehlt.
    1) Kapsel kugelig, ohne Spitzchen . . . . *Acaulon*
    2) Kapsel kugelig-eiförmig, mit Spitzchen . . . . . *Phascum*
  II. Stegocarp . . . . *Pottia*
B. Blätter mit Laminarrippen in der Weise eines Polytrichums *Aloina*

Fig. 190. I. Astomum Mittenii, nach SCHIMPER. 1 Habitus. 2 Pflanze, von welcher einige Blätter entfernt sind, um die Antheridien zu zeigen. 3 Längsschnitt durch die Kapsel. II. Cinclidotus fontinaloides, nach SCHIMPER und BRAITHWAITE. 1 Habitus. 2 Kapsel noch unreif und zwischen den Blättern versteckt. 3 Geöffnete Kapsel. 4 Teil des Peristoms.

Zur Gattung

Pottia

gehören 70, in allen Weltteilen vorkommende Arten, welche über 4 Untergattungen verteilt sind. Es sind ausnahmslos kleine Erdmoose, mit oft rudimentärem oder fehlendem Peristom, welches, wenn vollständig entwickelt, 16 in der Mediane durchbrochene oder nach oben zu 2—3-spaltige Zähne auf niedriger Basilarmembran besitzt. Bei vielen peristomlosen Arten, z. B. bei *Pottia truncatula*, wird die Kapselöffnung durch die persistierende, mit dem Deckel in Verbindung bleibende Columella verengt, wodurch die Aussaat der Sporen verlangsamt wird.

Das Genus

Phascum,

zu welchem bis 1826 alle cleistocarpen Moose gezählt wurden, umfaßt 9 Arten. Es sind winzige, öfters bloß knospenförmige Pflänzchen, welche allerdings fertile Zweige bilden, mit vollkommen cleistocarpen Sporogonen. Zumal bei den oberen Blättern tritt die Mittelrippe weit aus dem Blatte heraus.

Noch kleiner als *Phascum* ist

Acaulon,

ein diöcisches, bräunliches, knospenartiges Pflänzchen, mit sehr kurzem, armblättrigem Stämmchen, ohne Zentralstrang und ohne Verzweigung.

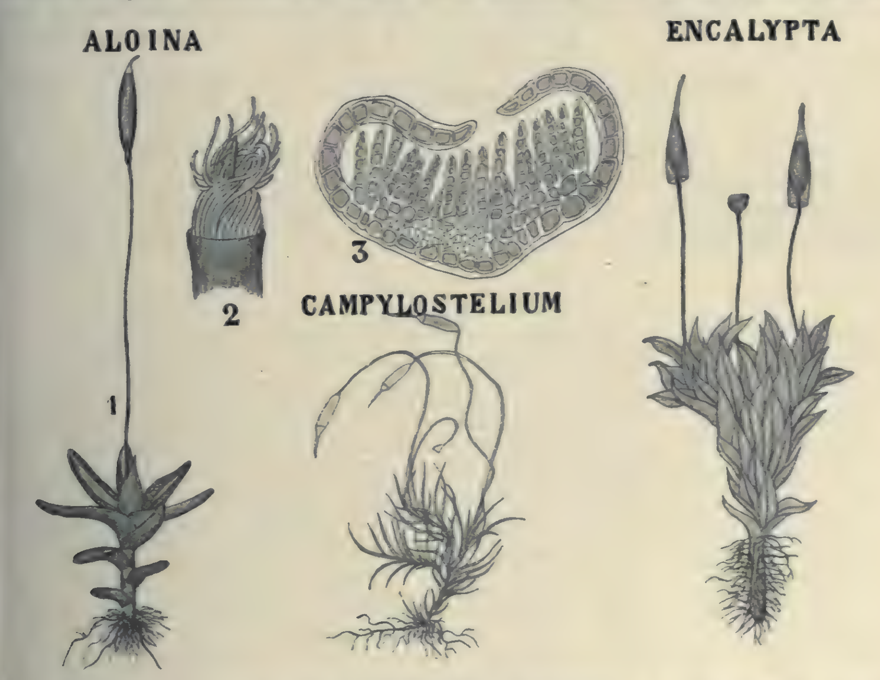


Fig. 191. I. Aloina, nach SCHIMPER und LIMPRICHT. 1 A. ambigua, Habitus. 2 Peristom. 3 Aloina ericaefolia KINDB., Blattquerschnitt. II. Campylostelium saxicola, Habitusbild, nach SCHIMPER. III. Encalypta vulgaris, Habitusbild, nach SCHIMPER.

Verjüngung vom unterirdischen Protonema ausgehend, welches an feuchten Stellen perennierendes Chloronema entwickelt. Vollkommen cleistocarp, mit 13 Arten aus der gemäßigten Zone aller Weltteile, von denen 4 in Europa.

An diese *Pottiaceen* schließt nun BROTHERUS als eine weitere Familie der *Ditrichocranaceales* die

Encalyptaceae

an, welche aber wohl besser mit FLEISCHER als eine Zwischengruppe zwischen *Haplolepideae* und *Diplolepideae* zu betrachten sind; kommen doch bei ihnen Formen vor mit Peristom vom *Haplolepideen*- und andere

mit Peristom vom *Diplolepideen*-Typus. Aus diesem Grunde werden sie von Fleischer dann auch *Heterolepideae* genannt. Zu diesen *Encalyptaceae* gehört nur eine Gattung:

Encalypta (Fig. 191, III),

welche so genannt ist, weil die Calyptra die ganze Kapsel einhüllt. Es sind kräftige, Polster oder flache Rasen bildende Erdmoose, mit sehr verschiedener Peristombildung. So kann man unterscheiden:

Sekt. I. *Pyromitrum,* ohne Peristom.
„ II. *Xanthopus* } Peristom einfach, die Außenschicht aus einer Reihe
„ III. *Rhabdotheca* } von Platten bestehend, oder Peristom fehlend.
„ IV. *Diplolepis,* Peristom doppelt, die Außenschicht der Zähne des Exostoms aus 2 Reihen von Platten bestehend; das Endostom rudimentär.
„ V. *Streptotheca,* Peristom doppelt, Endo- und Exostom bei beiden entwickelt.

Da also die *Encalyptaceae* offenbar zwischen den *Pottiaceen* und den *Diplolepideen* vermitteln, so ist es ziemlich gleichgültig, ob wir sie hier einsetzen oder sie mit Fleischer als eigene Sektion der *Heterolepideen* betrachten.

Zwanzigste Vorlesung.

Schizodonten.

Haplolepideae.

Platycranaceales.

Zu dieser Sektion gehört nur eine Familie, nämlich die der

Grimmiaceen.

Es sind Moose mit einem einfachen Peristom, bisweilen mit einem rudimentären Vorperistom. Peristomzähne ungeteilt oder unregelmäßig bis zerrissen durchbrochen, flach und breit, nur selten nahe der Basis in 2—3 fadenförmige Schenkel geteilt (*Rhacomitrium*). Die Außenschicht hat mehr oder weniger vorspringende Querbalken und ist meistens dicker als die Innenschicht, letztere ist meist farblos. Die Außenschicht besteht aus einer Reihe rechteckiger, meistens quergestreckter, gefärbter Platten, welche glatt oder papillös, aber nie längsstreifig sind. Die Innenschicht besteht aus 2 Schichten viereckiger, flacher Platten, ohne Querleisten. Die Teilung der Zähne verläuft, wie es scheint, nicht den Grenzen der Zellen entlang, sondern geschieht durch Zerreißen der Membran.

Es sind fast ausschließlich rasen- bis polsterförmige Felsbewohner aus der gemäßigten und kalten Zone; in den Tropen nur wenige Arten.

Wir können 3 Unterfamilien unterscheiden:

A. Gynöcien meistens kladogen, Stengel meistens lang. Kapsel ohne Luftraum . . . . *Scoulerieae*

B. Gynöcien meist akrogen, Kapsel meistens mit Luftraum.

- α) Gynöcien stets akrogen, Kapsel stets mit Luftraum, Calyptra glockenförmig . . . . *Ptychomitrieae*
- β) Gynöcien meistens akrogen, Kapsel meistens mit Luftraum, Calyptra mützen- oder kappenförmig . *Grimmieae*

Fangen wir mit der Unterfamilie der

Ptychomitrieae

an, welche mit ihren längsgespaltenen Zähnen vielleicht besser bei den *Ditrichocranaceales* unterzubringen wäre, zumal weil bei dem hierhin gerechneten Genus *Glyphomitrium* die Zähne haarförmig sind.

Es sei hier das Genus

Campylostelium (Fig. 191, II)

besprochen. Es umfaßt 4 Arten, von denen 2 in Europa und 2 in Südamerika. Es sind autöcische, selten diöcische Pflanzen, mit, wie der Name schon andeutet, gebogener Seta. Die Gynöcien sind terminal, die Andröcien lateral und zwar am Fuße des Fruchtsprosses. Die Pflanzen wachsen in Gruppen an Felsen oder Abhängen und sind gelbgrün bis braun. Der Stengel ist sehr kurz, unten wurzelhaarig, dicht beblättert, unverzweigt oder an der Basis geteilt. Die Blätter, in trocknem Zustande gebogen, fast kraus, stehen in feuchtem Zustande aufrecht, oberwärts etwas ausgebreitet, sind spitz und schmal und am Rande zweischichtig. Blattzellen an der Blattbasis hyalin, oberwärts grün.

Seta meistens schwanenhalsähnlich gebogen, nur selten geschlängelt. Kapsel regelmäßig, zylindrisch, ohne Hals oder dünn birnenförmig. Ring breit, in zwei Stücken abgeworfen. Peristom am Urnenmund, Zähne schmal, tief fadenförmig, zweischenkelig, mit niedriger Basilarmembran. Calyptra mützenförmig, unten fünflappig, glatt.

Von den beiden europäischen Arten kommt *C. saxicola* auf feuchten, tief beschatteten, kalkfreien Felsen, gerne an Wasserläufen, hier und dort im Berglande von Mittel- und Süddeutschland vor, z. B. in Thüringen bei Friedrichroda und bei Oberhof, *C. strictum* SOLMS an Granitfelsen in Portugal.

Zu der Unterfamilie der *Scoulerieae* gehört nur eine Gattung,

Scouleria (Fig. 192, I),

welche aus großen, dunkelgrünen bis fast schwarzen Wassermoosen besteht und 4 Arten umfaßt, von denen 2 in Nordamerika, 1 in Sibirien und 1 in Patagonien. Sie sind zumal durch das Fehlen eines Ringes charakterisiert und dadurch, daß der Deckel von der sich streckenden Columella emporgehoben wird; die Seta ist kurz.

Zu der Unterfamilie der

Grimmieae

gehören 4 Genera, von denen hier *Grimmia* und *Rhacomitrium* besprochen werden mögen.

Grimmia (Fig. 192, II).

Die *Grimmien* sind meistens polsterförmige Moose, welche durch die farblosen Haarspitzen der Blätter eine graugrüne Farbe erhalten. Stengel aufrecht oder aufsteigend, meistens mit Zentralstrang und meist nur an der Basis wurzelhaarig, dicht beblättert, gabelig und büschelig verzweigt, die Zweige alle ungefähr gleich lang.

Die unteren Blätter öfters klein, schuppenförmig und ohne Haarspitze, die oberen (oft plötzlich) größer und meistens in einem hyalinen Haare endigend, rinnenförmig, oder scharf gekielt. Die Lamina der obern Blatthälfte oder die Blattspitze oft zweischichtig. Seta bisweilen kürzer als die Kapsel, selten viel länger als die Hüllblätter, gerade oder gekrümmt, meistens gelb und in trockenem Zustande linksgedreht. Kapsel fast kugelig oder eiförmig, ellipsoidisch bis zylindrisch, glatt oder mit vorspringenden Längsrippen. Peristom fast stets vorhanden, unter der Mündung inseriert, bisweilen bald hinfällig, oft mit Vorperistom.

Zähne rot, breit bis dolchförmig, meistens ungeteilt, bisweilen durchbrochen oder an der Spitze gespalten. Außenschicht mit vorspringenden Querbalken. Calyptra bald abfallend, mützenförmig gelappt oder kappenförmig, langgeschnäbelt, glatt.

Vegetative Vermehrung mittels Brutsprossen, Bruchblättern und Brutkörpern auf den Blättern (Fig. 192, II, 4, 5). Es sind nicht weniger als 241 Arten bekannt, welche über die ganze Welt verbreitet sind, doch in den Tropen nur selten vorkommen; auf Java gibt es z. B. keine einzige Art. In Europa 55 Arten.

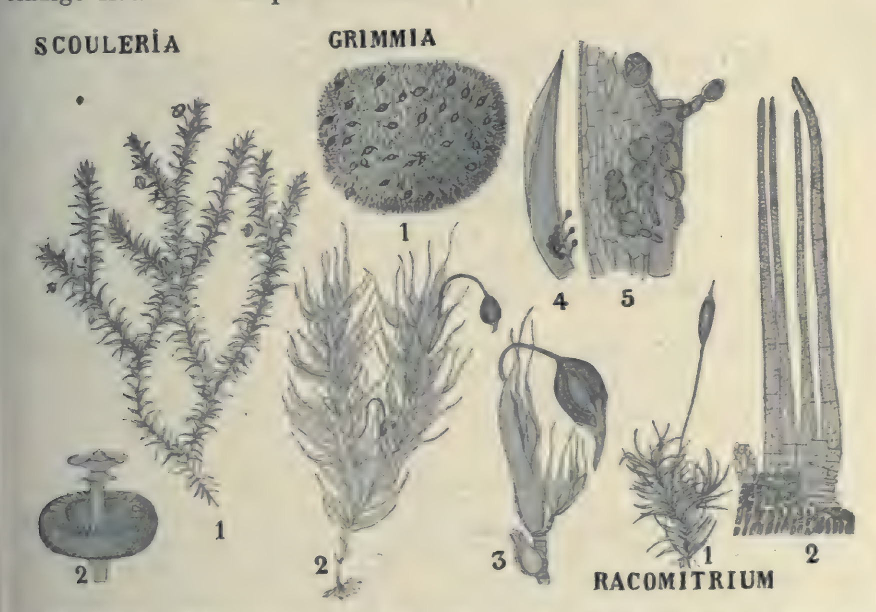


Fig. 192. I. Scouleria aquatica HOOKER. 1 Fruchtende Pflanze. 2 Kapsel, nach HOOKER. II. Grimmia pulvinata. 1 Habitusbild eines Polsters. 2 Habitusbild einer einzelnen Pflanze. 3 Weibliche Pflanze mit einem männlichen Ast links unten, alles nach SCHIMPER. 4, 5 Blätter mit Brutkörpern, nach LIMPRICHT. III. Rhacomitrium javanicum DZ. et MB., nach FLEISCHER. 1 Habitusbild. 2 Peristomzähne von R. lanuginosum BRID.

Das Genus

Rhacomitrium (Fig. 193, III)

unterscheidet sich von *Grimmia* hauptsächlich durch das häufige Vorkommen verkürzter Seitenzweige, durch das Fehlen des Zentralstranges und Rhizoidenfilzes und dadurch, daß die Peristomzähne in 2 haarförmige Schenkel geteilt sind.

Es gibt 88 Arten aus allen Weltteilen, meistens auf Kieselgestein, selten in den Tropen und dort nur im Gebirge; auf Java 3 Arten.

Einundzwanzigste Vorlesung.

Schizodonten.

Diplolepideae.

Epicranaceales und Schistostegaceae.

Die *Diplolepideae* können in zwei große Sektionen eingeteilt werden, nämlich in

I. *Epicranaceales:* Die Zähne des Exostoms denen des Endostoms gegenüberstehend.

II. *Metacranaceales:* Die Zähne des Exostoms mit denen des Endostoms alternierend.

Epicranaceales.

Die *Epicranaceales* umfassen ein- bis zweijährige, selten auch perennierende Moose. Die Blattzellen sind stets locker, meist parenchymatisch verbreitert und glatt. Chloroplasten spärlich. Kapsel meist aufrecht, nie zylindrisch. Deckel nie langgeschnäbelt. Assimilationsorgane hochentwickelt. Peristom, falls normal, doppelt, öfters aber einfach, rudimentär oder fehlend, meistens ohne Vorperistom. Zähne des Exostoms denen des Endostoms gegenüberstehend, frei oder verwachsen.

Die 16 Zähne meistens ungeteilt, paarig oder sogar doppelpaarig verbunden, bisweilen unter der Deckelspitze sämtlich miteinander verbunden; selten auf niedriger Basilarmembran. Endostom ohne Grundhaut und Wimpern, nicht kielfaltig.

Es gehören dazu zwei Gruppen, welche in folgender Weise unterschieden werden können:

a) Endostom vorhanden, meistens frei . . . . *Funarioideae*
b) Endostom fehlend oder mit dem Exostom verbunden, im letzteren Falle eine kragenförmige Apophyse vorhanden . . . . *Splachnoideae*

Zu den

Funarioideen

gehören 2 Familien, die in folgender Weise bestimmbar sind:

a) Haube normal . . . . *Funariaceae*
b) Haube scheidenartig von der Kapsel durchbrochen, wie eine Manschette an der Seta herabgleitend . . *Disceliaceae*

Die

Funariaceae

sind ein- und zweijährige, niedrige Erdmoose, welche in Gruppen oder in Rasen wachsen, mit perennierendem unterirdischem Protonema. Der Stengel meist unverzweigt, selten höher als 1 cm, meist mit am Hauptstengel wurzelnden Innovationen, rund, mit Zentralstrang. Blätter nach oben hin meist größer, rosettenförmig, meist breit und hohl. Meist einhäusig, Andröcien scheibenförmig, gewöhnlich terminal auf kurzlebenden Hauptsprossen, aber auch wohl wie die Gynöcien terminal auf Innovationen. Paraphysen groß, nicht keulig, ihre Endzellen kugelig, Gynöcien mit kleinen Paraphysen, oder letztere ganz fehlend. Kapsel aufrecht oder geneigt, mit deutlichem Halse; Ring nicht ausgebildet. Seta lang, gedreht. Einzellige Stomata mit ritzenförmigen Spalten auf dem Halse der Kapsel. Columella dick.

Wir können drei Unterfamilien unterscheiden:

I. Hauptstengel rhizomartig, mit aufrechten, keulenförmigen Zweigen. Seta ganz kurz. Kapsel von den großen, aufrechten Spitzenblättern eingehüllt. Sporen sehr groß. Calyptra ganz klein, mützenförmig bis kegelförmig, ganzrandig . . . . *Gigaspermeae*

II. Sehr kleine Pflanzen mit reichlichem, perennierendem Protonema, Seta rudimentär oder fehlend. Kapselwand schließlich nur einschichtig. Columella innerhalb des Sporensackes resorbiert. Sporen meist sehr groß. Haube meist klein und kegelförmig, selten größer und kappenförmig . . . . *Ephemereae*

III. Stengel aufrecht, meist unverzweigt. Seta gewöhnlich mehr oder weniger verlängert. Kapsel nie von den Scheitelblättern umhüllt. Sporen meistens von mittlerer Größe. Haube meist klein und kegelförmig, selten größer und kappenförmig . . . . *Funarieae*

Zur Unterfamilie der

Gigaspermeen

gehören zwei Gattungen, beide ohne Peristom.

a) Blatt mit Mittelrippe, Kapsel ohne Deckel . . . *Lorentziella*
b) Blatt ohne Mittelrippe, Kapsel mit Deckel . . . *Gigaspermum*

Lorentziella (Fig. 193, I)

ist eine aus 5 sehr nahe verwandten Arten bestehende südamerikanische Gattung. Es sind dicht gesellig wachsende, kleine, schmutziggrüne bis blaugrüne Pflänzchen, welche auf nacktem Boden vorkommen. Der Hauptstengel ist rhizomartig, langkriechend, weiß, durchsichtig und trägt zahlreiche Wurzelhaare. Die Seitenzweige stehen aufrecht und sind mehr oder weniger keulenförmig. Die Perichaetiumblätter sind viel größer als die Laubblätter, stehen aufrecht, sind sehr hohl und zu einem zugespitzten Schopfe zusammengedreht, mit haarförmiger Spitze. Die Seta ist rudimentär, die Kapsel breit eiförmig bis sehr kurz geschnäbelt, ohne Hals oder Deckel. Der Sporensack ist in der jungen Kapsel mittels einiger, sehr zarter, verzweigter Fäden mit der Kapselwand verbunden, später

aber ganz frei. Die Sporen sind sehr groß und glatt, die Calyptra ist sehr klein und ephemer.

Das Genus

Gigaspermum (Fig. 193, II)

zählt 4 sehr nahe verwandte Arten in Australien. Es sind ebenfalls kleine, dicht gesellig wachsende, weißgrüne Erdmoose, mit langem, kriechendem, weißem, rhizomartigem Hauptstengel, welcher auch hier durchsichtig ist und reichlich Wurzelhaare trägt. Auch hier aufrechte, keulenförmige, dichtbeblätterte Seitenzweige. Die Blätter ohne Mittelrippe, die Seta sehr kurz, die Kapsel fast kugelig, ohne Hals mit sehr großen Stomata an der Basis. Peristom fehlt. Die Sporen sind sehr groß, bis 0,7 mm, sehr fein papillös. Die Haube sehr klein und ephemer.

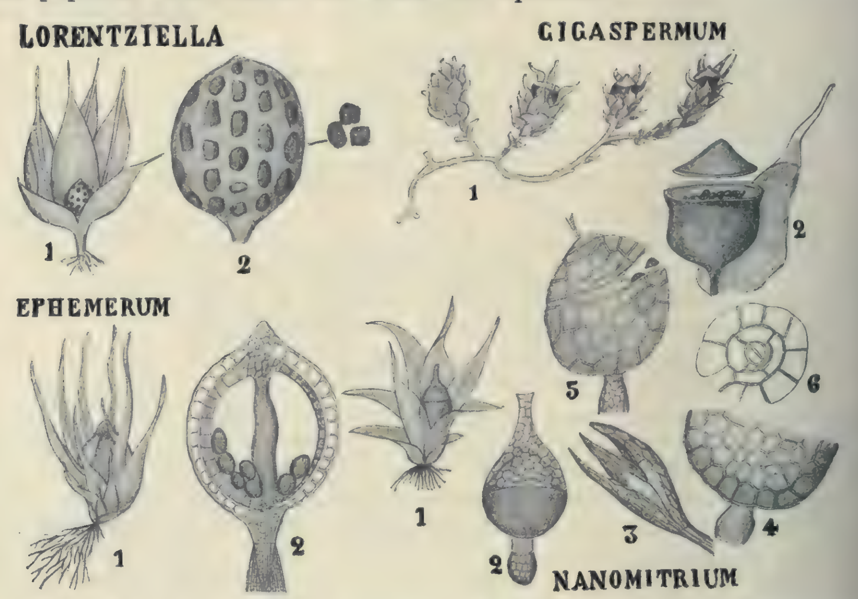


Fig. 193. I. Lorentziella paraguensis BESCH., nach PARIS. 1 Habitusbild. 2 Kapsel mit Sporen. II. Gigaspermum repens LINDB. 1 Fruchtende Pflanze. 2 Kapsel, nach HOOKER. III. Ephemerum crassinervium C. MÜLL. 1 Fruchtende Pflanze. 2 Längsschnitt durch die Kapsel, nach SULLIVANT. IV. Nanomitrium tenerum, nach SCHIMPER. 1 Fruchtende Pflanze. 2, 4, 5 Kapseln. 3 Antheridialast. 6 Spaltöffnung.

Verwandt mit den *Gigaspermeen* ist die Unterfamilie der

Ephemereae

mit 3 Gattungen, welche sich in folgender Weise unterscheiden lassen:

1) Deckel nicht ausgebildet.
   a) Haube kappenförmig, bis zur Mitte der Kapsel reichend . . . . *Ephemerella*
   b) Haube kegelförmig bis mützenförmig . . . . *Ephemerum*
2) Deckel ausgebildet, schließlich abfallend . . . . *Nanomitrium*

Von diesen beiden steht *Nanomitrium* durch den Besitz eines differenzierten Deckels am höchsten. Zwar meinte GÖBEL zuerst (Flora 1895, S. 463), als ihm nur noch unvollständiges Entwickelungsmaterial zur

Verfügung stand, daß bei diesem Genus vielleicht das ganze Endothecium fertil würde, in welchem Falle *Nanomitrium* zu den *Archidiales* gehört hätte, aber spätere Untersuchungen lehrten (vergl. seine Figuren, Organogr. S. 374, unsere Fig. 155), daß bei *Nanomitrium* gewöhnlich eine Columella angelegt, daß sie aber später resorbiert wird.

Das Genus

Ephemerum (Fig. 193, III)

umfaßt 28 über alle Weltteile verbreitete Arten. Es sind sehr kleine Pflänzchen mit meistens reichlichem oberirdischem Protonema. Die Kapsel ist meistens kugelig, ohne Andeutung eines Deckels oder eines Peristoms, die Wand der reifen Kapsel ist einschichtig, stets mit Spaltöffnungen versehen. Die Columella wird später resorbiert, der Sporensack persistiert aber und trägt an beiden Enden ein kurzes Stachelchen, die Reste der Columella. Die Sporen sind sehr groß, bis 0,08 mm, mit großen Warzen. Die Haube ist kegelförmig, zart, allseitig eingeschnitten, selten nur an einer Seite gespalten.

Die Gattung

Nanomitrium (Fig. 155 und 193, III)

verdankt ihren Namen der zwergigen Calyptra, welche bloß aus dem Archegonienhalse besteht, da der Bauch des Archegons, welcher sich bei den übrigen Moosen durch Wachstum und Verdickung zur unteren Hälfte der Haube entwickelt, dies hier nicht tut und infolgedessen schon sehr frühzeitig zerrissen wird. Es sind sehr kleine Pflänzchen mit spärlichem oberirdischem Protonema, einzeln oder in Gruppen wachsend. Der Stengel stark verkürzt, armblätterig. Mittelrippe und Seta fehlt. Kapsel fast vollkommen kugelig, sehr dünnwandig, ohne Spaltöffnungen.

In reifem Zustande ist die Kapsel ganz mit den Sporen gefüllt, da die Columella sowie der Sporensack gänzlich resorbiert sind.

Die letzte Unterfamilie der *Funariaceen* ist die der

Funarieae (Fig. 194, I, II).

Als Typus derselben kann die früher schon ausführlich besprochene *Funaria hygrometrica* gelten, es gehört hierher aber auch ein cleistocarpes Genus, nämlich *Physcomitrella*.

Die Familie der

Disceliaceae

besteht aus einem einzigen Genus mit nur einer Art. Dieses Moos erinnert in seinen vegetativen Teilen an *Ephemerum*. Es sind kleine vereinzelt wachsende Pflänzchen mit bleibendem Vorkeim. Sie sind knospenförmig, die Blätter ohne Mittelrippe, das Peristom ist einfach, gehört aber durch die Struktur der Zähne zu den *Diplolepideen*. Von Schimper wurde die Familie als eine Unterfamilie der *Funariaceen* betrachtet, ich möchte sie aber lieber mit Limpricht als eigene Familie auffassen.

Die einzige Art

Discelium nudum (Dicks) Brid. (Fig. 194, III)

wächst in Deutschland, Belgien, Frankreich, Großbritannien, Skandinavien und Lappland, ist aber überall selten.

Es sind zweihäusige Pflänzchen, die Andröcien und Gynöcien werden aber auf demselben Protonema angetroffen. Die Andröcien sind kleiner und gedrungener als die Gynöcien und besitzen 3—6 Hüllblätter, nur wenige kurzgestielte Antheridien und hochgelbe, keulenförmige Paraphysen. Sie sind einjährig, wachsen in Gruppen zusammen, und das Protonema persistiert bis die Sporen reif sind. Das Pflänzchen ist armblätterig, knospenförmig, der Stengel unverzweigt, nur 1 mm lang. Vegetative Vermehrung mittels Brutknospenbildung am Protonema und durch perennierende Protonemastücke. Die Blätter dichtgedrängt, knospenartig zusammenstehend, die innern am längsten, ohne Mittelrippe. Die Seta ist 8—20 mm lang, steif, dünn, purpurn oder rötlich, oft rechtsgedreht. Auf der Kapsel fehlen die Stomata, der Sporensack ist nicht

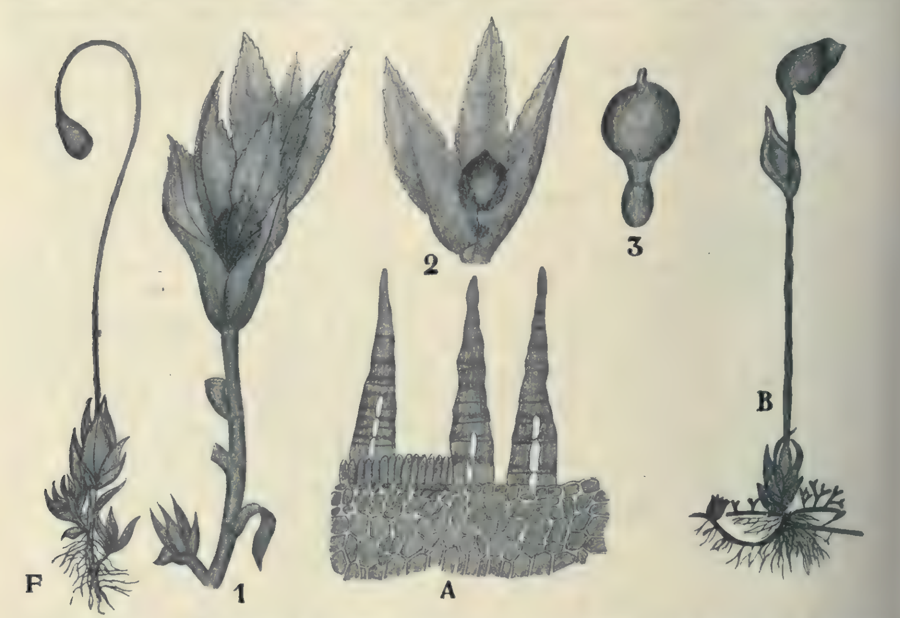


Fig. 194. I. F Funaria hygrometrica, nach SCHIMPER, Habitusbild. II. Physcomitrella patens nach SCHIMPER. 1 Habitusbild. 2 Kapsel mit Hüllblättern. 3 Kapsel freipräpariert. III. Discelium nudum nach LIMPRICHT. A Peristom. B Habitusbild.

von einem Luftraum umgeben, die Columella verschrumpft. Das 16-zähnige Peristom ist unterhalb der Mündung der Urne eingefügt. Eigentümlich ist der Umstand, daß die Kapsel die Haube seitlich zerreißt, und daß letztere manschettenähnlich zunächst von der Seta emporgehoben wird.

Zur Sektion der

Splachnoideae

gehören 4 Familien, nämlich:

I. Kapsel cleistocarp . . . . *Voitiaceae*
II. Kapsel mit Peristom.
  1) Ohne deutliche Apophyse
    a) Blätter abgerundet . . . . *Splachnobryaceae*
    b) Blätter zugespitzt }
  2) Mit deutlicher Apophyse } *Splachnaceae* . . . { a) *Taylorieae* / b) *Splachneae*
III. Kapsel ohne Peristom, doch mit Deckel . . . . *Oedipodiaceae*

Zur Familie der

Voitiaceae

gehört nur die Gattung

Voitia (Fig. 195, I)

mit 3 nahe verwandten Arten, von denen einige weit verbreitet sind, z. B. *Voitia nivalis* HORNSCH. in Kärnthen, in Tirol und in China auf dem Tianschan.

Es sind perennierende, polsterbildende, kräftige hochalpine Moose. Die Stengel sind monopodial verzweigt, dichtfilzig, auf dem Querschnitt lockerzellig, mit einem Zentralstrang, an dem sich die Blätter ansetzen. Diese sind breit, hohl, mit flachem und ganzem Rand. Die Blattzellen sind parenchymatisch, sehr locker und dünnwandig, beiderseits glatt. Die Pflanzen



Fig. 195. I. Voitia nivalis, nach SCHIMPER und LIMPRICHT. 1 Calyptra. 2 Kapsel. 3 Habitusbild. II. Tayloria Hornschuchiana. A Habitusbild. B Calyptra. C Geöffnete Kapsel. D Ungeöffnete Kapsel. III. Tetraplodon, nach SCHIMPER. 1 T. mnioides, entblätterte Pflanze, die männlichen Sexualäste zeigend. 2 Habitusbild einer fruchtenden Pflanze. 3 Längsschnitt durch die Kapsel von T. urceolatus.

sind monöcisch, Andröcien und Gynöcien stehen aber auf verschiedenen Achsen. Die Andröcien fast köpfchenförmig, mit keuligen Paraphysen.

Das Sporogon aufrecht, auf hoher, fester Seta mit kurzem Halse und langem Schnabel, ohne irgendwelche Andeutung eines Deckels; im Halsteile mit phaneroporen Spaltöffnungen. Columella und Luftraum normal, letzterer groß, aber ohne Spannfäden. Der Fuß nicht verdickt, lang spindelförmig, später zugrunde gehend, wodurch das Sporogon im nächsten Jahre meistens in der Vaginula abbricht. Haube spindelförmig, glatt, die Kapsel und den oberen Teil der Seta dicht umhüllend; sie wird schließlich seitlich durchbrochen und bleibt dann oft noch, wie bei *Discelium,* scheidig um die Seta herum sitzen. Die kleinen Sporen gelangen durch die Verwesung der Kapselwand ins Freie.

Bei der europäischen *V. nivalis* ist die Seta 2—3 cm lang, rot, die Kapsel lederartig, schließlich dunkelbraun. Sie wird bei 2200—2700 m Höhe auf sonnigen Hochalpenwiesen auf den Rastplätzen der Schafs- und Rinderherden angetroffen, vielfach auf deren Mist. Vermutlich ist diese eigentümliche Wachstumsweise, so wie bei den *Splachnen*, die Folge einer Verbreitung der Sporen durch Fliegen.

Während die *Voitiaceae*, wie wir sahen, cleistocarpe Sporogone haben, sind die Familien der *Splachnobryaceen* und *Splachnaceen* stegocarp. Die *Splachnaceen* enthalten zwei nahe verwandte Unterfamilien, die *Taylorieae* und die *Splachneae*.

Betrachten wir also zunächst die Familie der

Splachnaceae.

Die hierher gehörigen Arten sind einjährige oder perennierende, dicht- oder lockerrasige, prachtvolle Moor- oder Gebirgsmoose, welche hauptsächlich auf faulenden vegetabilischen oder animalischen Substanzen leben. Die Rasen sind freudiggrün oder gelbgrün, im Innern mehr oder weniger rotfilzig, selten schwärzlich. Die Stengel bilden unterhalb der Gametöcien öfters schlanke, locker beblätterte Innovationen aus den älteren Stammteilen. Der Stengel ist zart und weich und trägt in den Achseln der Blätter meistens purpurfarbige Keulenhaare. Auf dem Querschnitt ist der Stengel meistens fünfkantig, mit großem, gut begrenztem Zentralstrang und lockerem dünnwandigem Grundgewebe, mit schiefen oder queren Tüpfeln. Echte und falsche Blattspuren sind vorhanden, die Außenrinde ist nicht differenziert. Die Blätter stehen in 5 bis 8 Reihen, sind meistens weich und schlaff, stets einschichtig, selten mit einigen wenigen zweischichtigen Zellgruppen. Die Mittelrippe endet meistens vor der Spitze. Die Blattzellen sind sehr locker, parenchymatisch, rechteckig bis sechseckig. Gametöcien ein- oder zweihäusig, terminal. In den Andröcien keulenförmige Paraphysen, welche den Gynöcien meistens abgehen.

Die Seta ist gerade, kürzer oder länger, oft sehr lang. Die Kapsel ist aufrecht, regelmäßig, mit langem Halse oder mit großer farbiger Ansatzstelle (Apophyse).

Die Haube ist klein und glatt, kappenförmig oder an der Basis röhrenförmig verlängert oder kegelförmig. Der Deckel gewölbt und oft geschnäbelt, Ring meistens fehlend. Die Halszellen sind verlängert, die der Apophyse stets locker und dünnwandig.

Stomata nur auf dem Halse oder auf der Apophyse, stets zahlreich, groß und phaneropor, der Spalt elliptisch oder sehr lang und schmal.

Der Sporensack ist von einem Luftraum umgeben. Die Columella reicht bis zur Spitze des Deckels (*Taylorieae*) oder wird von den Spitzen der Peristomzähne überdacht (*Splachneae*). Peristom vom Typus der *Diplolepideen*, aber einfach, bisweilen Beziehungen zu dem Peristom der *Archidonten* aufweisend.

Die wichtigsten Genera lassen sich in folgender Weise unterscheiden:

I. Columella bis zur Deckelspitze reichend . . . . . . *Tayloria*
II. Columella von den Peristomzähnen überdacht.
  a) Apophyse nur wenig breiter als die Kapsel . . . *Tetraplodon*
  b) Apophyse aufgeblasen . . . . *Splachnum*

Das Genus

Tayloria Hook. (Fig. 195, II)

besteht aus etwa 40, über die ganze Erde verteilten Arten, welche in etwa 5 Subgenera zerlegt werden können. Es sind autöcische, selten diöcische oder synöcische Moose. Die Andröcien sind köpfchen- oder knospenförmig. Es sind schlanke bis kräftige Pflanzen, welche in lockeren oder dichten, grünen oder gelbgrünen Rasen vorkommen und meistens papillösen oder warzigen Wurzelfilz besitzen. Die Stengel sind aufsteigend bis aufrecht, meistens mit Keulenhaaren in den Achseln der Blätter. Im Stengelfilz bisweilen Brutkörper; die Stengel locker bis dicht beblättert, gabelig bis büschelig verzweigt. Die Blätter anliegend bis weit abstehend, trocken, mehr oder weniger zusammengeschrumpft, nach unten klein, oberwärts größer, bisweilen ablaufend, von verschiedener Form, meistens zugespitzt, ganzrandig oder gespalten, selten gesäumt. Die Mittelrippe vor der Spitze verschwindend bis austretend. Die Zellen locker, unten länger. Die Seta meistens lang, selten sehr kurz, gerade oder an der Basis knieförmig. Kapsel meistens aufrecht, Ring fehlend. Peristom mit meistens freien Zähnen. Columella die Spitze des Deckels erreichend. Deckel meistens kegelig, spitz oder stumpf, selten halbkugelig. Haube bauchig, kegelförmig, an der Basis verengt, gelappt, glatt oder gelbhaarig. Die diesem Genus angehörigen Arten sind zum Teil Baumbewohner, zum Teil Erdmoose, im letzteren Falle am liebsten, wie *Splachnum*, auf tierischen Exkrementen.

Von den Gattungen *Tetraplodon* und *Splachnum*, welche, wie wir sahen, sich von *Tayloria* dadurch unterscheiden, daß die Columella bei ihnen von den Peristomzähnen überdacht wird, steht *Tetraplodon* mit ihrer Apophyse, welche nur wenig breiter als die Kapsel ist, *Tayloria* am nächsten.

Das Genus

Tetraplodon (Fig. 195, III; Fig. 196, I)

umfaßt 8 Arten mit normalem und 1 Art mit cleistocarpem Sporogon. Erstere werden zum Subgenus *Eutetraplodon* vereinigt, die letzte zum Subgenus *Krauseella* gebracht.

Dieses *Tetraplodon* (*Krauseella*) *paradoxus* stammt aus dem arktischen Nordamerika, wo die Art 1881 von Krause auf der Tischutschen Halbinsel entdeckt wurde. Die übrigen Arten sind über die Welt verbreitet und kommen zumal im Hochgebirge oder in der kalten Zone auf Exkrementen von Carnivoren und auf eingetrockneten Leichen von kleinen Tieren vor.

Vom Subgenus

Eutetraplodon

sei hier

Tetraplodon mnioides (Fig. 195, III)

der Bryol. Eur. besprochen. Es ist ein Pflänzchen, welches im Hochgebirge auf obengenannten Substraten vorkommt. Es ist monöcisch, in lichten gelbgrünen Rasen von 1—4 cm Höhe wachsend, mit rotbraunem Wurzelfilz. Die Blätter sind plötzlich zu einer langen, gelben, pfriemenförmigen Spitze zusammengezogen, sehr hohl, am Rande gelb gesäumt. Die Seta ist 1—3 cm hoch, zunächst gelbrot, später rot, gerade, steif, in trocknem Zustande längsgrubig und schwach linksgedreht. Die Kapsel

ist aufrecht, kurzzylindrisch, zunächst grünlichrot, gegen die Reife schwarzrot und um den Mund herum purpurn. Die Apophyse ist zunächst grün und schmäler als die Urne, später schwarzrot, dicker und fast zweimal so lang wie die Urne. Die Calyptra ist stumpf kegelförmig, schließlich purpurn. Stomata über die ganze Apophyse verbreitet mit Ausnahme der nächsten Nähe der Basis. Peristomzähne orangefarben.

Zur Untergattung

Krauseella

gehört nur *Tetraplodon* (*Krauseella*) *paradoxus* (Fig. 196, I) aus dem arktischen Nordamerika.

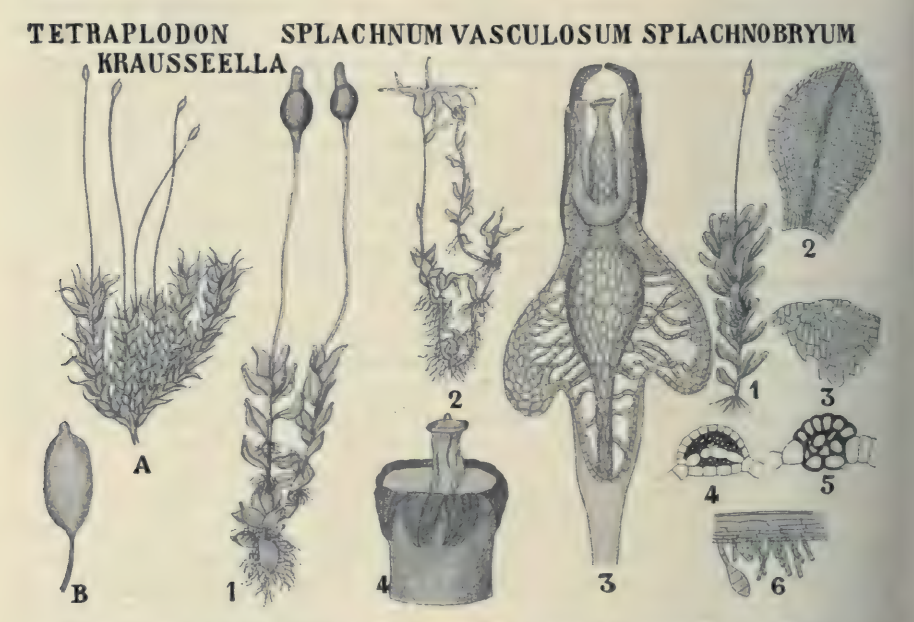


Fig. 196. I. Tetraplodon (Subgenus Krauseella) paradoxus HAGEN nach SCHIMPER. A Habitusbild. B Kapsel. II. Splachnum vasculosum nach SCHIMPER. 1 Habitusbild einer fruchtenden Pflanze. 2 Habitusbild einer männlichen Pflanze. 3 Längsschnitt durch die Kapsel. 4 Peristom. III. Splachnobryum. 1, 2 S. Baileyi BROTH. nach BROTHERUS. 1 Habitusbild einer fruchtenden Pflanze. 2 Blatt. 3, 4 S. aquaticum nach JONGMANS. 3 Oberer Teil eines Blattes mit Randwachstum. 4 Querschnitt durch die Mittelrippe. 5 S. erosulum nach JONGMANS, Querschnitt durch die Mittelrippe. 6 Brutorgane von S. Geheebi nach JONGMANS, links ein noch am Stiel festsitzender Körper, an den anderen Stielen sind die Kragen, die Reste der Trennungszellen, noch sichtbar.

Das eigentümlichste Genus der *Splachnaceen* ist

Splachnum.

Es sind davon 7 Arten bekannt, die, außer *S. Gunnii* HOOK. f. et WILSON, welches auf faulenden Baumfarnstämmen in Tasmanien wächst, sämtlich in Europa vorkommen. In den Niederlanden ist nur *Splachnum ampullaceum* gefunden worden, welches in Mooren auf faulendem Kuhmist angetroffen wurde, z. B. in der Nähe des Schwarzen Sees in Drenthe und in der Nähe des Plasmolen bei Mook.

Die Arten dieser Gattung können zu 2 Untergattungen vereinigt werden, nämlich zu

I. *Ampullaria*, mit nach der Seta zu verschmälerter Apophyse,
II. *Umbracularia* mit sehr großer, schließlich schirmförmiger Apophyse.

Die europäischen Arten lassen sich (siehe LIMPRICHT) in folgender Weise unterscheiden:

I. *Ampullaria.*
  a) Apophyse umgekehrt eiförmig, schließlich schwarzrot, etwas dicker als die Urne . . . *Spl. sphaericum*
  b) Apophyse aufgeblasen, birnförmig, schließlich purpurn, viele Male dicker als die Urne. . . *Spl. ampullaceum*
  c) Apophyse aufgeblasen, kugelig, schließlich schwarzrot, meistens dreimal dicker als die Urne und oft mit anfangender Schirmbildung *Spl. vasculosum*

II. *Umbracularia.*
  a) Apophyse halbkugelig, purpurn . . . . . . *Spl. rubrum*
  b) Ebenso, gelb, schließlich schirmförmig ausgebreitet . . . . *Spl. luteum*

Betrachten wir zunächst das der Gruppe *Ampullaria* angehörige

Splachnum vasculosum L. (Fig. 196, II).

Die Pflanze ist zweihäusig, die männlichen Pflanzen sind schlanker als die weiblichen und wachsen oft in eigenen Rasen, die Hüllblätter der Andröcien sind zugespitzt. Rasen locker, ausgebreitet, schwellend, weich, freudiggrün oder blaßgrün, innen schwärzlich. Stengel 2—6 cm hoch, einfach oder durch Innovationen verzweigt, locker beblättert. Blätter groß, die unteren fast kreisrund, die oberen aus schmaler Basis breit, rundeiförmig und eiförmig zugespitzt, hohl, ganzrandig oder schwach gezähnt.

Seta 1—7 cm lang, hellrot, an der Insertion etwas verdünnt. Kapsel kurz, zylindrisch, gelbbraun oder orangefarbig, in leerem Zustande unter der Mündung verengt. Apophyse zunächst schmutziggrün und eiförmig, später stark aufgeblasen, dreimal so breit als die Urne, kugelig, oft an der Basis etwas eingedrückt und so einen Anfang von Schirmbildung zeigend.

Deckel hochkonvex, gelbbraun oder orange. Zentraler Teil der Apophyse umgekehrt flaschenförmig und die Höhlung zwischen diesem Zentralteil und der Epidermis mit verzweigten Assimilationsfäden gefüllt.

Peristomzähne 16, in Paaren genähert und zum Teil sogar verbunden, orange, fein punktiert. Sporen gelb. Reift im Sommer.

Die Art ist in den Hochmooren Schottlands, Skandinaviens und Lapplands zu Hause, weiter südlich nur vom Harze bekannt. Hier war sie nach EHRHARDT im Jahre 1788 auf dem Brocken, auf dem Lerchenfelde und zwischen der Achtermannshöhe und den Hirschhörnern häufig, von wo sie denn auch 1830 noch von HÜEBNER in seinen Exsiccaten verteilt wurde. Trotzdem ich in jener Gegend viel botanisert habe, habe ich sie nie angetroffen.

Zum Subgenus

Umbracularia

gehören *S. rubrum* und *S. luteum*, beide hochnordische Arten.

Splachnum luteum (Fig. 197)

wurde von VAIZEY sorgfältig untersucht und das Resultat seiner Bemühungen nach seinem Tode so gut wie möglich aus seinen hinter-

lassenen Aufzeichnungen und Figuren in den Annals of Botany, Vol. V, 1899 publiziert. Das Material wurde von VAIZEY auf moorigem Boden auf der Spitze der Wasserscheide zwischen dem Strome Glommen und dem See Miosen, im Südosten der Dovrefjeld-Gegend, also etwa in der Höhe von Trondhjem gesammelt.

VAIZEY untersuchte nun zunächst die Struktur der schirmförmigen Apophyse und des Fußes.

Der Fuß besteht aus einer zylindrischen Parenchymmasse mit einer Epidermis, welche aus mehr oder weniger pfeilerartigen Zellen besteht. In diesen Epidermiszellen, welche stark vakuolisiert sind, sind zahlreiche Leukoplasten vorhanden.

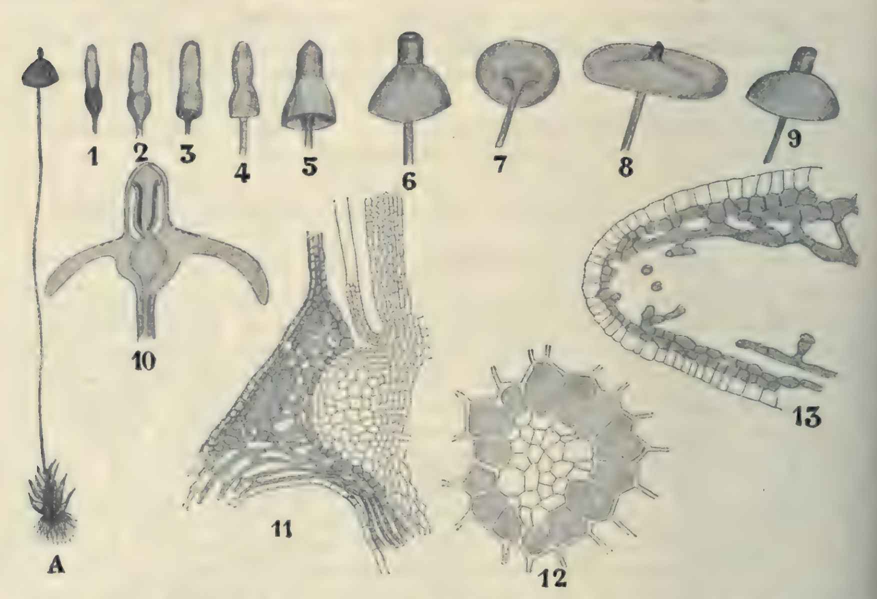


Fig. 197. Splachnum luteum, nach VAIZEY. A var. rubrum, Habitus. 1—9 Verschiedene Entwickelungsstadien der Kapsel. 10 Längsschnitt durch die Kapsel, die schwarzen Stellen an der Grenze von Apophyse und Kapsel sind Stomata. 11 und 13 Schnitte durch die Apophyse, das Assimilationsgewebe zeigend. 12 Querschnitt durch den Zentralstrang des Fußes, mit Hämatoxylin gefärbt, die peripheren inhaltsreichen Zellen das Leptophloem, die zentralen Zellen das Leptoxylem.

Im Zentrum des Fußes ist ein wohlbegrenzter Zentralstrang vorhanden, dessen Außenschicht aus Leptophloem und dessen Zentralteil aus Leptoxylem besteht.

Durch Versuche konnte VAIZEY (Ann. of Bot., Vol. I) an anderen *Splachnum*-Arten nachweisen, daß das Leptoxylem als ein wasserleitendes Gewebe betrachtet werden muß.

Die Seta ist nach außen von der Epidermis begrenzt, darunter folgen 2 Rindenschichten, von denen die äußere sklerotisch, die innere parenchymatisch ist.

In der Achse ist der Zentralstrang, der im unteren Teile der Seta fast dieselbe Struktur wie im Fuße hat. Höher hinauf aber ist eine große zentrale Höhle vorhanden, welche lysigenen Ursprunges ist und in jenem Teile als zum Leptoxylem gehörig betrachtet werden muß.

Ein medianer Längsschnitt durch die Apophyse zeigt, daß der Zentralstrang hier birnartig anschwillt. Die Zellen der Anschwellung sind, wenn das Sporogon reif ist, tot, und sogar in jüngeren Stadien enthalten sie nur wenig Protoplasma. Sogar in den jüngsten Stadien sind die Chloroplasten nur in sehr geringer Zahl in den beiden äußeren Zellschichten der birnförmigen Anschwellung vorhanden. Die Zellen sind sämtlich dünnwandig, kubisch und ohne Intercellularräume. Dieses ganze birnförmige Stück muß als ein Wasserreservoir betrachtet werden.

Um dieses Wassergewebe herum ist ein Chloroplasten enthaltendes Schwammparenchym vorhanden, dessen Ausläufer sich bis in den Schirm erstrecken.

Dieses Schwammparenchym nimmt an der Oberseite des Schirmes oft mehr oder weniger die Gestalt von Palissadenparenchym an, so daß die Struktur der Apophyse einigermaßen an die eines Phanerogamenblattes erinnert. Die Epidermis ist hellbraun, mit einzelnen Chloroplasten und mit Spaltöffnungen an der Oberseite des Schirmes um die Basis der Kapsel herum.

Die junge Apophyse ist infolgedessen grün und gewiß ausgezeichnet zur Photosynthese geeignet; erst später wird sie durch Xanthophyllbildung gelb.

Die Apophyse erfüllt also, sagte VAIZEY, die Funktion eines Blattes und ist einem solchen damit analog; ja er glaubt sogar, daß sie einem Blatte homolog ist. Letztere, auch von anderen geteilte Meinung ist meines Erachtens sicher falsch, denn die Struktur dieses Organs stimmt in keiner Weise mit der eines Moosblattes überein und erinnert nur entfernt an die eines Dikotylenblattes. In der Tat aber ist es nur das angeschwollene Setaende, eine Anpassung sui generis, ohne irgendwelche Beziehung zu einem Blatte und nur eine weitere Ausbildung von dem, was schon in der *Funaria*-Kapsel angetroffen wird (vergl. Fig. 6, 17).

Die Wand der Urne besteht aus einer dunkelrotbraunen Epidermis, mit teilweise verdickten Wänden und 2 oder 3 Schichten darunter gelegener Rindenzellen; dann folgt der Luftsack.

Eine sehr eigentümliche Familie, welche, wenn auch stark abweichend, dennoch wohl am besten hier behandelt wird, ist die Familie der

Splachnobryaceen,

zu welchem nur ein Genus

Splachnobryum (Fig. 196, III)

gehört. Diese Pflanze ist an sehr verschiedenen Stellen des Systems untergebracht worden. Sie wurde ursprünglich von HOOKER entdeckt und als *Didymodon splachnifolius* in seinen Musci exotici S. 10 beschrieben und auf Taf. 76 abgebildet. Im Jahre 1847 setzt KARL MÜLLER sie im ersten Stücke seiner Genera Muscorum in das Genus *Dissodon*, gründet aber auf sie 1869 (Verh. d. k. k. zool.-bot. Ges. d. Wiss. in Wien) das neue Genus *Splachnobryum*, welches er, ohne dies weiter zu begründen, zu den *Splachnaceen* bringt. Früher war unsere Pflanze schon von RICHARD und BREIDEL zu *Weisia* gestellt und von SCHWÄGRICHEN zu *Syrrhopodon*. FLEISCHER schließt sich ohne Begründung MÜLLER an, BROTHERUS (ENGLER und PRANTL, S. 420) stellt die

Pflanze ohne Angabe der Gründe zu den *Pottiaceen*. Die Hoffnung, in einem von DIXON diesem Genus speziell gewidmeten Aufsatz (A new species of *Splachnobryum* with notes on the Peristome. Journ. of Botany, March 1907, p. 81) eine begründete Auseinandersetzung der auch von ihm angenommenen Einreihung von *Splachnobryum* in die *Splachnaceen* zu finden, wurde nicht erfüllt, denn dieser Autor verweist bloß auf JONGMANS Dissertation „Ueber brutkörperbildende Laubmoose". Dort finden wir aber nur auf S. 4:

„Diese Gattung weicht in dem Fruchtbau von den anderen *Splachnaceen* ab. Sie hat eine *Pottiaceen*-ähnliche Frucht, weshalb sie von BROTHERUS zu den *Pottiaceen* gebracht wird. Sie stimmt aber in so vielen Beziehungen besonders mit *Hymenocleiston* und *Oedipodium* überein, daß ich glaube, daß C. MÜLLER wirklich Recht hat, wenn er die Gattung als Untergruppe zu den *Splachnaceen* bringt."

Liest man die Arbeit JONGMANS aber sorgfältig durch, so sieht man, daß es ihm bei der Untersuchung von *Splachnobryum* je länger desto mehr auffiel, daß die Verschiedenheiten doch sehr groß sind.

Schon auf S. 4 sagt er, daß ihr Fruchtbau von dem der *Splachnaceen* abweicht und *Pottiaceen*-artig ist;

S. 14 wird betont, daß *Splachnobryum aquaticum* Blätter mit Randwachstum hat, wie *Oedipodium*[1]) und *Tayloria Dubyi*, aber gleich darauf aufmerksam gemacht, daß dies auch bei *Andreaea* vorkommt und daß von allen *Splachnobryum*-Arten nur das sehr abweichende *S. aquaticum* dies zeigt;

S. 15 wird gesagt, daß das Zellnetz der Blätter von *Oedipodium* die meiste Uebereinstimmung mit dem von *Splachnobryum* und von *Tayloria Dubyi* und *tenuis* zeigt, aber auf

S. 16 finden wir: die Gattung *Splachnobryum* weicht im Blattbau sehr ab (von *Oedipodium* und den anderen *Splachnaceen*);

S. 17 wird darauf hingewiesen, daß Schleimhaare sowohl bei *Splachnobryum* wie bei *Oedipodium* vorkommen, aber gleich wird hinzugefügt: „auch bei *Tetraphis*";

S. 26 und 27: Junge *Oedipodium*-Stämmchen haben keinen Zentralstrang, ältere wohl. Junge Stämmchen von *Splachnobryum aquaticum* haben wohl einen Zentralstrang, den übrigen *Splachnobryum*-Arten geht er während des ganzen Lebens ab;

S. 36. Sämtliche von mir untersuchte *Splachnaceen* mit Ausnahme natürlich von *Splachnobryum* zeigen denselben Bau der Stomata.

Wie man sieht, gibt JONGMANS viel mehr Unterschiede als Uebereinstimmungen mit den *Splachnaceen* an, und er hat die Aeußerung auf S. 4 wohl, der Autorität MÜLLERS nachgehend, hingeschrieben, bevor er sich weiter in die Sache vertieft hatte. Als seine Untersuchung fortschritt, wurden ihm aber die großen Verschiedenheiten immer klarer.

Ich glaube, wir dürfen aus alledem wohl schließen, daß *Splachnobyrum* in der Tat in den Augen der Bearbeiter Beziehungen zu den *Splachnaceen* zeigt, aber auch in vielen Punkten davon sehr abweicht. Daher habe ich die Gattung nicht zu den *Splachnaceen*, sondern neben sie gestellt, betone aber ausdrücklich, daß auch so ihre Stellung sehr fraglich ist und eine eingehende Untersuchung an vollständigem Material auf ihre systematische Stellung hin sehr erwünscht wäre.

---

1) Von JONGMANS zu den Splachnaceen gerechnet.

Betrachten wir jetzt die Art einmal. Es sind diöcische Pflänzchen, die männlichen tragen terminale Andröcien ohne Paraphysen. Die Pflänzchen sind sehr schlank und wachsen in weichen, grünen, mehr oder weniger glänzenden Rasen oder herdenweise. Die Stengel sind an der Basis wurzelnd, entfernt beblättert, unverzweigt oder spärlich verzweigt. Die Blätter stehen mehr oder weniger ab, sind zungen- bis spatelförmig, bisweilen linear, stumpf bis zugespitzt, ganzrandig.

Die Mittelrippe ist dünn und verschwindet auf größere oder geringere Entfernung von der Spitze. Die Zellen sind locker und dünnwandig, besitzen spärlich Chlorophyll und sind glatt. Die Perichaetiumblätter den Laubblättern fast gleich. Die Seta aufrecht, geschlängelt, kurz bis lang. Die Kapsel aufrecht, regelmäßig, schmal zylindrisch. Der Ring nicht differenziert. Das Peristom tief unterhalb der Mündung inseriert, die Zähne schmal, linear, lanzettlich, papillös, entfernt gegliedert. Die Columella an der Spitze scheibenförmig bis kopfförmig, kürzer als die Urne. Der Deckel kegelförmig, die Calyptra kappenförmig, die ganze Kapsel umhüllend und die Spitze der Seta spiralig umfassend.

Es sind 23 Arten bekannt, meistens aus den Tropen und Subtropen, an Felsen und auf dem Boden, 1 Art im Wasser. Es kommen 3 Arten in Asien, 6 in Afrika, 10 in Amerika und 4 in Australien vor.

Auch die Familie der

Oedipodiaceen

enthält nur ein Genus:

Oedipodium (Fig. 198, 199),

welches nur eine Art, nämlich *O. Griffithianum* (Dicks.) Schwägr. umfaßt, die in Felsenspalten und auf Humusboden in Großbritannien, Norwegen und Lappland vorkommt. Es sind kleine, 1—2 cm hohe Pflänzchen mit einer Kapsel mit anscheinend langer Seta. In der Tat aber ist die Seta sehr kurz, und die scheinbare Seta ist der blasse schwammartige, sehr stark verlängerte Halsteil der Urne.

Die Entwickelung von *Oedipodium* wurde von der Spore bis zur erwachsenen fruktifizierenden Pflanze von Jongmans untersucht.

Er erhielt sein Material durch die Aussaat frischer Sporen, wie von solchen, welchen Material entnommen wurde, das mehr als 20 Jahre im Herbar gelegen hatte. Diese erstaunliche Lebenskraft der Moossporen wurde von Schimper entdeckt, welcher in gewissen Fällen Sporen, die mehr als 50 Jahre im Herbarium gelegen hatten, ebenso keimfähig fand wie frisch gesammelte.

Die Sporen von *Oedipodium* sind grüngelb bis rotbraun und warzig papillös über die ganze Oberfläche, mit Ausnahme einer Stelle am spitzen Ende, an welcher die Membran bei der Keimung aufreißt und zwar mit 3 Spalten. Der austretende Keimschlauch ist ziemlich chlorophyllreich und bildet alsbald einen kurzen Zellfaden. Bei Kulturen auf Torf wird dieser nicht länger als 8 Zellen. Darauf entstehen Längswände, und alsbald tritt eine schiefe Wand in der Endzelle auf, wodurch eine zweischneidige Scheitelzelle gebildet wird. Dadurch entsteht aus dem Zellfaden alsbald eine Scheibe, das sogenannte Protonemablatt (Fig. 198, 5—8). Nach einiger Zeit wird, so wie bei den Farnprothallien, die Scheitelzelle aufgeteilt, und es tritt Randwachstum ein (Fig. 198, 9).

Diese Protonemablätter können später (Fig. 198, 10) gelappt oder verzweigt werden und sekundäre, ja auf diesen letzeren wieder sogar tertiäre Protonemablätter bilden (Fig. 198, 11).

Die Moosknospe geht aus einer Randzelle hervor (Fig. 198, 11), und zwar nie aus einer im unteren Teile des Protonemablattes, sondern stets aus einer im mittleren oder oberen Teile gelegenen.

Zwischen Protonemablättern und gewöhnlichen Laubblättern findet man alle denkbaren Uebergänge; auch können die gewöhnlichen Blätter hier, so wie bei *Tayloria Dubyi* und *Splachnobryum aquaticum*, Randwachstum besitzen (Fig. 198, 12, 13). Die vollkommen ausgebildeten

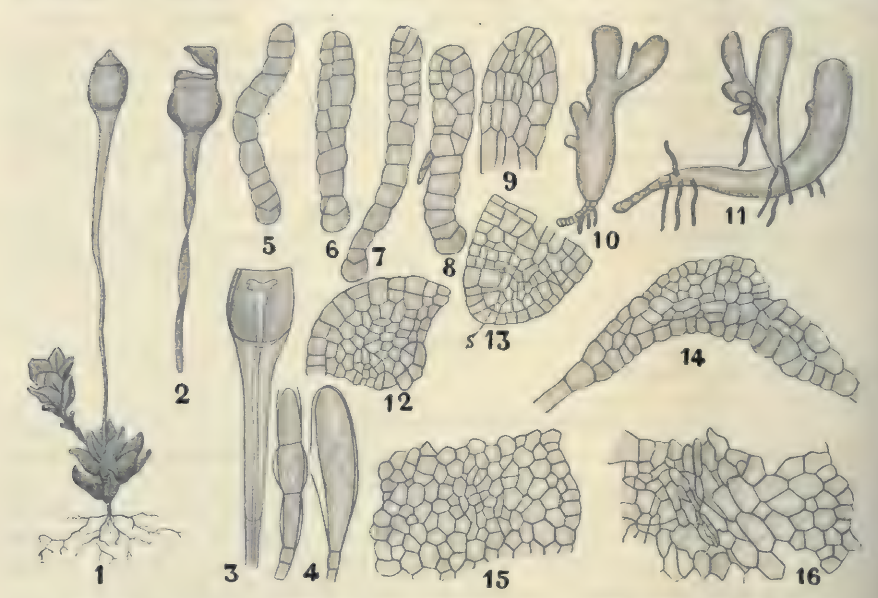


Fig. 198. Oedipodium Griffithianum, 1—3 nach BRAITHWAITE, 4—16 nach JONGMANS. 1 Habitusbild. 2 Kapsel. 3 Längsschnitt durch die Kapsel. 4 Schleimhaare. 5—8 Verschiedene Entwickelungsstadien der Protonemablätter, 5 noch fadenförmig, 6 ohne zweischneidige Scheitelzelle, 7, 8 mit zweischneidiger Scheitelzelle. 9 Oberer Teil eines ausgewachsenen Protonemablattes. 10 Protonemablatt mit Ausbuchtungen, durch Teilung mehrerer Randzellen entstanden. 11 Altes Protonemablatt mit sekundärem Protonemablatte, an welchem sich eine Knospe mit mehreren Blättern gebildet hat. 12, 13 Spitzen von jungen gewöhnlichen Blättern mit Randwachstum, bei S kann man noch die alte Scheitelzelle, erst durch eine Wand geteilt, bemerken. 14 Querschnitt durch eine Rippe, man kann eine durchlaufende Basalschicht unterscheiden, Differenzierung der verschiedenen Zellen ist hier nicht zu bemerken. 15 Querschnitt durch ein junges Stämmchen, das Gewebe ist ohne Differenzierung, der Zentralstrang noch nicht sichtbar. 16 Querschnitt durch ein sporentragendes Stämmchen, der Zentralstrang als eine Gruppe kleinerer Zellen mit unregelmäßigen dünnen Wänden.

Laubblätter besitzen eine Mittelrippe (Fig. 198, 14) und unterscheiden sich überdies von den Protonemablättern durch verdickte Zellchen im oberen Teile des Blattes. Die Mittelrippe besteht aus einem Gewebe gewöhnlicher dünnwandiger Zellen.

Zwischen den jungen Blättern und den Brutkörpern kommen Schleimhaare vor, welche mit Paraphysen homolog sind.

In jungen Stämmchen ist kein Zentralstrang vorhanden, wohl aber in alten (Fig. 198, 15, 16), zumal deutlich in Stämmchen, welche frukti-

fizieren. Die Seta ist sehr kurz, der Hals sehr lang, er hat schwammige Struktur und besitzt viele Stomata.

Brutkörper (Fig. 199, 2—7) werden in den Achseln der Blätter gebildet. Die Brutkörper sind ebenso wie die Schleimhaare als modifiziertes sekundäres Protonema zu betrachten. Bisweilen stehen die Brutkörper in Becherchen, deren Hülle von außen nach innen aus immer mehr reduzierten Blättern besteht.

Meistens haben die Brutkörper 2, bisweilen aber 3 Scheitelzellen (Fig. 199, 8), welche zu Protonemablättern auswachsen (Fig. 199, 9).

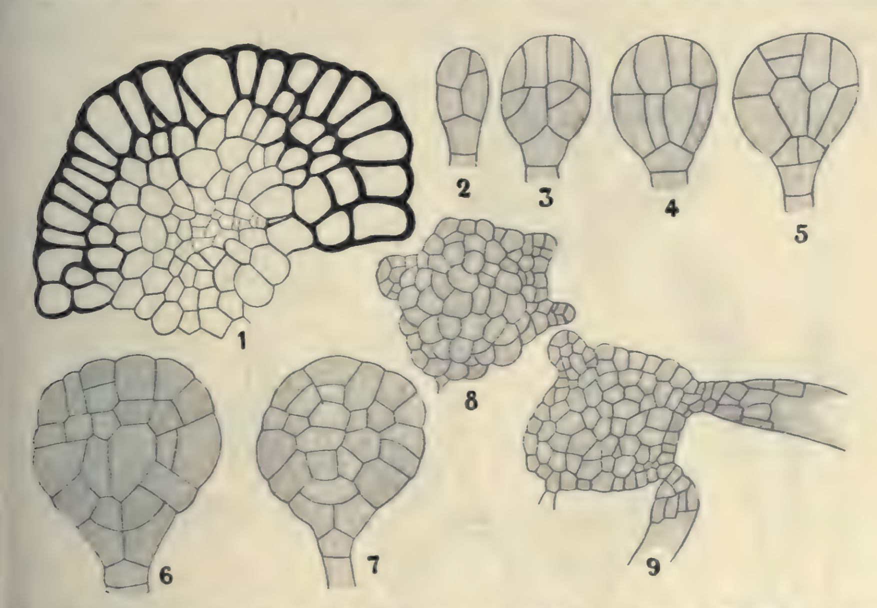


Fig. 199. Oedipodium Griffithianum, nach JONGMANS. 1 Querschnitt durch die Seta, die Außenschicht stark verdickt, in der Mitte eine Gruppe aus kleinen, dünnwandigen Zellen bestehend. 2—7 Verschiedene Entwickelungsstadien der Brutkörper. 8 Brutkörper mit 3 statt 2 Scheitelzellen. 9 Brutkörper mit 3 Scheitelzellen, von denen 2 zu Protonemablättern ausgewachsen sind.

Nachdem wir also die *Diplolepideae-Epicranaceales* betrachtet haben, sollten wir eigentlich zur Besprechung der *Metacranaceales* schreiten. Ich möchte aber erst noch die

Schistostegaceae

besprechen, eine Familie von sehr unsicherer Verwandtschaft, welche ich jedoch ihrer vielen Eigentümlichkeiten wegen nicht unbesprochen lassen möchte. Sie umfaßt nur eine Art:

Schistostega osmundacea.

Die kleinen, einjährigen, in Bodenlöchern, in Eingängen von Höhlen und in Felsspalten wachsenden Pflänzchen sitzen einem perennierenden Protonema auf. Sie haben den Habitus (Fig. 200, 1, 2) sehr kleiner *Fissidens*-Pflänzchen. Es gibt zwei Arten von Stengeln, zunächst die unfruchtbaren (Fig. 200, 2), welche unterseits nackt und von der Mitte

an mit longitudinal inserierten, zweizeiligen, herablaufenden, an der Basis miteinander verwachsenen Blättern besetzt sind. GÖBEL konnte nachweisen, daß die Blätter anfangs quer inseriert sind und erst nachträglich schief bis longitudinal (Fig. 200, 8, 9).

Die fruchtbaren Stengel (Fig. 200, 1) sind unten nackt, tragen höher hinauf bisweilen einzelne zweizeilige, an der Spitze aber stets in 5 Reihen gestellte, schief- und querinserierte Blätter. Diesen Zustand kann man, wie GÖBEL nachwies, auch an sterilen Sprossen hervorrufen durch Kultur bei geringer Lichtintensität (Fig. 200, 4—6). Alle Blätter sind einschichtig, und es fehlt eine Mittelrippe; die Zellen sind prosenchymatisch, locker rhombisch. Die Chloroplasten verhältnismäßig groß, gering an Zahl.



Fig. 200. Schistostega osmundacea, 1—3 nach BRAITHWAITE. 1 Habitusbild einer fruchtenden Pflanze. 2 Habitusbild einer sterilen Pflanze. 3 Blätter. 4—10 nach GÖBEL, 4—6 bei schwacher Lichtintensität kultiviert, 4 und 6 waren vorher normal gewachsen, an den neu gewachsenen Teilen ist die radiäre Blattstellung erhalten geblieben, 5 ist von vornherein bei schwacher Beleuchtung erzogen. 7 Zweizeilig beblättertes Pflänzchen. 8, 9 Zwei Sproßspitzen von außen, die ursprünglich quere Blattinsertion wird in die Längslinie der Sproßachse verschoben. 10 Verzweigung; links der älteste Sproß, die beiden rechts gelegenen Sprosse entspringen aus dem mittleren Sproß. 11 Habitusbild des Protonemas, nach NOLL.

Schistostega-Stämmchen zeigen nie echte Verzweigung, neue Sprosse (Fig. 200, 10) entstehen aus den Protonemafäden, welche an der Basis der alten Zweige entstehen; diese bleiben aber sehr kurz und schreiten sofort zur Bildung einer neuen Moosknospe an ihrer Spitze, sie werden dazu wohl, wie GÖBEL mit Recht bemerkt, durch die ihnen aus dem alten Stengel zufließende Nahrung in den Stand gesetzt. Diese Protonemasprosse treten am blattlosen untern Teile der alten Sprosse auf, wodurch das gesellige Wachstum dieser Art erklärt wird.

Das Protonema von *Schistostega* (Fig. 200, 11) ist, so wie die Sprosse, dimorph; neben gewöhnlichem fadenförmigem Protonema entstehen Zweige, welche aus stark gewölbten linsenförmigen Zellen bestehen. Diese Zweige

stellen sich senkrecht zum einfallenden Licht, eine Anpassung an das schwache Licht der von *Schistostega* bewohnten Orte. An der vom Lichte abgewendeten Seite dieser Zellen befinden sich nämlich die Chloroplasten, und die Linsenform der Zelle bewirkt nun, daß das Licht sich auf diesen Chloroplasten konzentriert, wodurch also die Existenz an Stellen, welche sonst zu dunkel sein würden, ermöglicht wird.

Nicht alles Licht aber wird durch das Chlorophyll absorbiert, ein Teil wird reflektiert, und dadurch entsteht jenes smaragdgrüne Licht, welchem diese Pflanze ihren Namen „Leuchtmoos“ verdankt, eine Erscheinung, welche in den Adersbacher Felsenlabyrinthen in Nordböhmen sehr schön zu sehen ist.

Dieses rätselhafte Licht, das mit grüner Glut die dunklen Felswände umsäumt, ist vom Volke öfters mit dem Goldsegen der Berge in Verbindung gebracht worden, und GOETHE, der es vom Harze her kannte, zielte wohl darauf, als er bei der Blocksbergfahrt schrieb:

„Herr Mammon selbst erleuchtet den Palast.“

Zweiundzwanzigste Vorlesung.

Schizodonten.

Diplolepideae.

Metacranaceales und Bryoideae.

Die *Metacranaceales* haben ein doppeltes, ab und zu rudimentäres, sehr selten ganz fehlendes, bisweilen mit Vorperistom versehenes Peristom, von dem die Zähne des Exostoms mit denen des Endostoms alternieren. In dieser Sektion werden wir die acrocarpen und pleurocarpen Formen der *Diplolepideen* zusammenfassen, denn die übliche Einteilung in acrocarpe und pleurocarpe Moose ist unnatürlich, da beide akrogyn sind. Die Definition von acrocarp also wäre: Kapsel am Ende der Hauptzweige, die von pleurocarp: Kapsel am Ende der Seitenzweige, was schon kein sehr bedeutender Unterschied ist. Ueberdies aber kommen bei den sogenannten Acrocarpen viele pleurocarpe Formen vor. z. B. *Pleuroweisia, Fissidens* pr. p. *Cinclidotus* etc., ja akrogene und kladogene Gynöcien finden sich öfters an einem und demselben Individuum, so z. B. bei vielen *Fissidentaceen*, bei *Hypopterygium* etc.

Zur Sektion der *Metacranaceales* gehören zunächst zwei Untersektionen, nämlich die *Bryoideae* FLEISCHERS und die *Isobryoideae* desselben Autors; die Grenze zwischen beiden ist aber, wie FLEISCHER selber sagt, nicht scharf, zumal nicht in vegetativer Hinsicht, und auch in bezug auf das Peristom bestehen Uebergangsformen.

Folgende Merkmale aber sind überall gültig:

Bryoideae.	Isobryoideae.
Nie mit Vorperistom.	Bisweilen mit Vorperistom.
Meistens mit normalem Endostom.	Endostom nie normal, mit Wimpern.
Kapsel selten aufrecht, meistens geneigt bis hängend.	Kapsel nie geneigt.

Weiter gehören hierzu als dritte Sektion die *Neckeroideae,* welche alle nicht zu den *Bryoideen* oder *Isobryoideen* gehörigen Familien der frühere Pleurocarpi umfaßt.

Betrachten wir zunächst die

Bryoideae FL.

Beide Peristome meistens vollkommen, selten reduziert, sehr selten das eine fehlend (*Mielichhoferieae, Leptostomeae, Hymenodon*), stets ohne

Vorperistom. Die 16 Zähne des Exostoms frei und ungeteilt, hygroskopisch, lanzett- bis dolch- und pfriemenförmig, spitz, selten stumpf, und kürzer als das Endostom (*Orthodontium, Meeseaceae*), oft auf einer Gewebeleiste inseriert. Dorsalschicht meistens quergestrichelt und dünner, selten glatt oder papillös, oft mit ausspringendem Ring oder mit Querleisten. Mittellinie gerade bis zickzackförmig. Ventralschicht meistens mit gut entwickelten, quer verlaufenden Lamellen; diese nur selten leistenförmig. Endostom mehr oder weniger gut entwickelt. Grundhaut meistens kielfaltig und hoch, selten flach und reduziert oder mit dem Exostom verklebt. Die Fortsätze meistens gekielt, in der Kiellinie oft durchbrochen. Wimpern (1—4) oft reduziert oder fehlend. Die hierhergehörigen Familien lassen sich in folgender Weise erkennen:

A. Ohne oder mit undeutlichem Zentralstrang (letzteres nur bei *Mniomalia*.
  α) Blätter dimorph, die größeren an der Spitze des Stengels mehrreihig, die kleineren, an dem unteren Teile des Stengels inserierten einreihig . . . . *Mitteniaceae*
  β) Blätter in 4 Reihen, zweizeilig, querinseriert, aber um 90° gedreht . . . . *Drepanophyllaceae*
B. Mit 2—3 Zentralsträngen nach den Seitenknospen hin . . . . *Timmiaceae*
C. Mit einfachem Zentralstrang.
  I. Scheide des Blattes einschichtig, Lamina zweischichtig . . . . *Spiridentaceae*
  II. Blätter ganz einschichtig.
    α) Dreireihig beblättert, ventrale Reihe kleiner, amphigastrienähnlich . , ... *Calomniaceae*
    β) Ohne ventrale Amphigastrienreihe.
      1) Gametöcien bodenständig wurzelnd, oder pleurocarp an dem unteren Teile des Stengels . . . . *Rhizogoniaceae*
      2) Gametöcien nicht bodenständig, Stomata kryptopor.
        *. Peristom sehr rudimentär oder nur das Endostom als Grundhaut entwickelt oder das Exostom nur in der Form rudimentärer Zähne vorhanden . . . . *Leptostomeae*
        **. Peristom doppelt . . . . *Mniaceae*
      3) Gametöcien nicht bodenständig, Stomata phaneropor.
        α) Mittelrippe ohne Deuter und ohne Begleitergruppe . . . . *Meeseaceae*
        β) Mittelrippe mit Deutern und Begleitergruppe.
          1) Kapsel fast ganz kugelig . . . *Bartramiaceae*
          2) Kapsel nie kugelig.
            *. Kapsel nie gestreift oder grubig *Bryaceae*
            **. Kapsel gerippt, in trockenem Zustande grubig . . . . . *Aulacomniaceae*

Fangen wir mit der Familie der

Drepanophyllaceen

an. Es sind dies diöcische Pflanzen mit knospenförmigen Gametöcien und fadenförmigen Paraphysen. Es sind schlanke bis kräftige Pflänzchen, welche in lockeren Rasen wachsen. Der Stengel ist verlängert, unverzweigt oder unregelmäßig mit kurzen Seitenzweigen besetzt, wurzelhaarig bis braunfilzig, mehr oder weniger dicht beblättert; die Blätter stehen in 4 Reihen, welche aber so gestellt sind, daß sie scheinbar in 2 Reihen stehen, sie sind quer inseriert, aber um 90° gedreht, unsymmetrisch.



Fig. 201. Mniomalia semilimbata C. MÜLL. 1 Sterile Pflanze nach BROTHERUS, 2—5 nach FLEISCHER. 2 Habitusbild. 4 Desgleichen mit Brutästen. 3 Brutast mit Brutkörpern. 5 Stengelblatt.

Stengel mit undeutlichem Zentralstrang. Der Rand der oberen Blatthälfte ist konvex, der der untern konkav, die Mittelrippe dem konkaven Rande genähert. Die Perichätialblätter sind länger und aufrecht, nur wenig von den Laubblättern verschieden. Die Seta ist terminal, lang, gerade. Die Kapsel aufrecht, regelmäßig, glatt. Der Ring nicht differenziert. Das Peristom einfach, unterhalb der Mündung inseriert, die Zähne kurz, lineal-lanzettlich, abgestutzt, dicht gegliedert, bisweilen in der Längslinie mehr oder weniger durchbrochen, gelb, papillös, Deckel klein, gewölbt. Haube unbekannt.

Die beiden hierher gehörigen Genera lassen sich in folgender Weise unterscheiden:

Blätter sichelförmig . . . . *Drepanophyllum*
Blätter **nicht** sichelförmig . . . . *Mniomalia*

Das Genus

Mniomalia (Fig. 201)

ist diöcisch, mit knospenförmigen Gametöcien, in den Andröcien lange fadenförmige Paraphysen. Es sind schlanke, gesellige, blaßgrüne, später bräunliche, glanzlose Pflänzchen mit dicht beblätterten, mit Wurzelhaaren bedeckten Stengeln und unregelmäßigen kurzen Sprossen.

Vielzellige, braune Brutkörper in Büscheln in den Achseln der oberen Blätter. Die Blattzellen locker gefügt, rundlich sechseckig, nicht verdickt und glatt oder verdickt, mit kleinem runden Lumen und grob papillös. Die Seta terminal, die Kapsel aufrecht, regelmäßig, ziemlich lang, Peristom, Deckel und Mütze unbekannt.

Es sind 5 Arten aus Asien, Australien und Amerika bekannt. Die abgebildete *M. semilimbata* wächst z. B. an Palmenstämmen auf der Ostküste Sumatras.

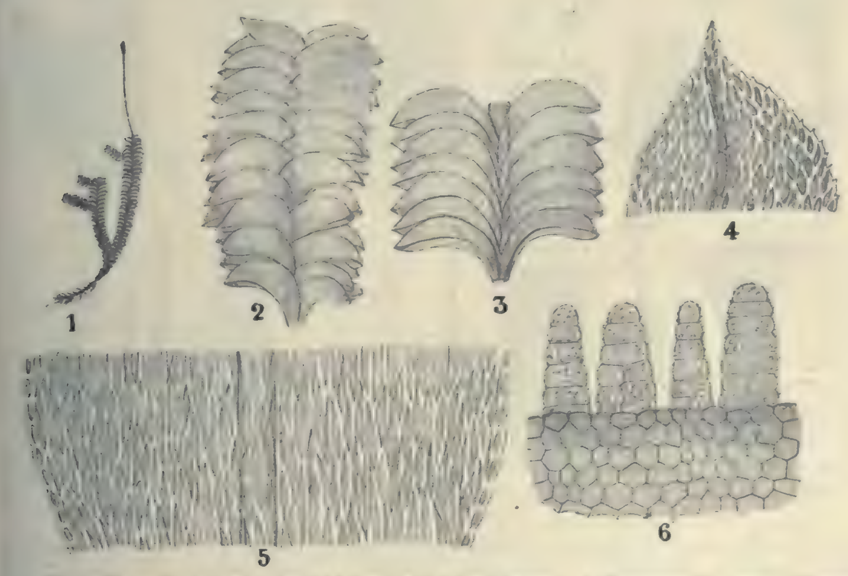


Fig. 202. **Drepanophyllum fulvum** RICH. 1 Habitusbild, nach HOOKER. 2 Stengelspitze, nach GÖBEL. 3—6 Nach BROTHERUS. 3 Stengelstück. 4 Blattspitze. 5 Blattbasis. 6 Peristom.

Das Genus

Drepanophyllum (Fig. 202)

umfaßt nur eine Art, welche vom Amazonengebiete bis nach San Domingo verbreitet ist, doch nur sehr selten fruktifiziert.

Es sind ebenfalls diöcische Pflänzchen mit knospenförmigen Gametöcien und fadenförmigen Paraphysen. Die Pflänzchen sind kräftig und wachsen in lockeren, gelblichen bis braungrünen, glänzenden Rasen. Der Stengelquerschnitt ist oval, hat eine Außenrinde, aber keinen Zentralstrang und ist mehr oder weniger braunfilzig, dichtbehaart, unverzweigt oder spärlich verzweigt, mit Büscheln spindelförmiger Brutkörper nahe der Spitze besonderer, fast flagellenartiger Sprosse. Zellen der Blätter rhomboid, sehr durchsichtig, glatt, nach der Basis zu länger, Seta lang,

aufrecht. Kapsel birnförmig, regelmäßig, aufrecht. Peristom wie bei der Familiencharakteristik angegeben. Deckel klein, gewölbt, Haube unbekannt.

Zur Familie der

Mitteniaceae

gehört nur eine Gattung

Mittenia (Fig. 203)

(vergl. GÖBEL, Flora 1906, S. 85) mit 2 Arten, beide aus Neusüdwales.

Mittenia ist interessant, weil sie in ihrem Habitus eine Parallelform zu *Schistostega* ist. Bei letzterer haben wir nämlich mit Stämmchen zu

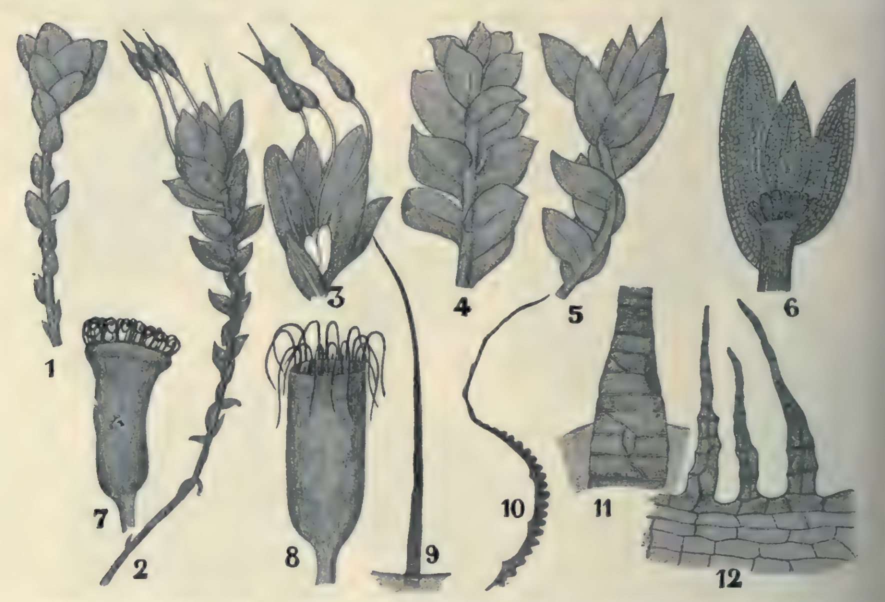


Fig. 203. Mittenia. 1 M. rotundifolia C. MÜLL., weibliche Pflanze, nach ROTH. 2 M. plumula, fruchtende Pflanze, nach GÖBEL. 3 M. plumula LINDB., fruchtende Pflanze, nach Entfernung einiger Perichätialblätter, nach ROTH. 4 M. rotundifolia, Sproßspitze, nach GÖBEL. 5 M. rotundifolia, männliche Pflanze, nach ROTH, die Antheridien durchschimmernd. 6 M. rotundifolia, nach ROTH, Androecium. 7—12 M. plumula, nach SALMON. 7 Entleerte Kapsel im trocknen Zustande. 8 Dieselbe angefeuchtet. 9 Peristomzahn. 10 Spitze desselben, von der Seite gesehen. 11 Basis eines Peristomzahnes von der Innenseite. 12 Endostom.

tun, welche am unteren Teile nackt sind oder rudimentäre Blätter tragen, während die Blätter am Vegetationspunkte zwar radiär angelegt werden, aber alsbald durch Verschiebung in eine Ebene zu liegen kommen. Bei *Mittenia* geschieht dasselbe, aber weniger regelmäßig. Die Pflänzchen wachsen gesellig infolge der Entstehung von einem oder mehreren Seitensprossen an der Basis der Stämmchen; diese Seitensprosse entspringen hier aber nicht, wie bei *Schistostega*, kurzen Protonemafäden, sondern unmittelbar dem Stengel.

Eine Arbeitsteilung zwischen sterilen und fertilen Pflänzchen wie bei *Schistostega* kommt bei *Mittenia* wahrscheinlich nicht vor, wenigstens

trugen die von GÖBEL gesammelten Exemplare von *M. rotundifolia* fast ausnahmslos Antheridien oder Archegonien. So wie bei *Schistostega* sind die Blätter am Scheitel quer, weiter nach unten schief, fast längsinseriert, wenn auch eine streng zweizeilige Anordnung, wie diese bei *Schistostega* normal ist, nur sehr selten beobachtet wurde (Fig. 203, 2). In den Achseln der Blätter finden sich einige schleimbildende Haare; ähnliche Organe treten als Paraphysen im Androecium auf.

Auffallend ist die Asymmetrie der Blätter; die vom Scheitel abgekehrte Blatthälfte ist die größere, also der umgekehrte Fall von der bei *Drepanophyllum* vorkommenden Blattungleichseitigkeit.

An der Basis der Pflänzchen sind außer gewöhnlichen Rhizoiden noch sehr weite, relativ dickwandige Wurzelhaare vorhanden, deren Lumen mit Stärke und vermutlich auch mit anderen Reservestoffen gefüllt ist; vermutlich stellen sie Bildungsmaterial für die basalen Seitensprosse dar.

Oefters finden sich 2—3 Sporogone in einem Perichaetium zusammen; die Seta ist weißlich. Das Peristom ist doppelt; die 16 Zähne des Exostoms sind dunkel braunrot, bis zur Basis frei, fadenförmig, in trockenem Zustande eingerollt, in feuchtem aufrecht oder zurückgeschlagen. Endostom mit niedriger Basilarmembran. Deckel kegelförmig, lang zugespitzt. Haube nur den Deckel bedeckend, ganzrandig, glatt.

Die Familie der

Bryaceae

umfaßt perennierende, rasenbildende oder herdenweise wachsende Pflanzen, welche am Boden, an Felsen oder auf Baumrinde vorkommen und oft durch feinwarzige Rhizoidenhaare mehr oder weniger dicht verwebt sind. Der Stengel ist meistens kurz und bildet unter dem fertilen Sproß sterile Zweige und Innovationen, es kommt aber auch vor, daß die Innovationen den Boden des Gametoeciums durchwachsen (z. B. bei *Rhodobryum*). Die Stämmchen sind öfters schopfartig beblättert, auf dem Querschnitt meistens abgerundet fünfeckig, stets mit Zentralstrang, das Grundgewebe ist locker, getüpfelt. Die Außenrinde ist nicht differenziert und weist verdickte, nie aber stereidartige Außenzellen auf. Die unteren Blätter meistens kleiner, vielfach hohl, sehr selten etwas asymmetrisch, stets in mehreren Reihen. Lamina einschichtig, oft mit einem mehrreihigen Saum von engeren verdickten Zellen. Blattzellen nie papillös, mit Ausnahme der Blattbasis, stets prosenchymatisch, rhomboid-hexagonal, mehr oder weniger gestreckt, bisweilen fast linear und etwas gewunden, zum Teil getüpfelt. Chloroplasten meistens frühzeitig zugrunde gehend. Mittelrippe nie fehlend, meistens vollständig bis austretend, dorsal stark hervorragend, meistens plankonvex mit 2—5 medianen Deutern, weitlichtigen zentralen Zellen einer dorsalen Stereidenschicht, oft mit einer Begleitzellgruppe und mehr oder weniger differenzierten dorsalen Zellen (bei *Rhodobryum* mnioid entwickelt).

Gametöcien acrocarp, selten pleurocarp oder auf basalen Kurzsprossen, zwitterig, hermaphrodit, polygam, ein- und zweihäusig, knospen- bis scheibenförmig.

Paraphysen fadenförmig, Hüllblätter zarter als die gewöhnlichen und mit schwächerer Mittelrippe, oft stark verbreitert. Seta stets glatt, verlängert, meistens gekrümmt. Vaginula ohne Ochrea. Kapsel selten aufrecht, meistens geneigt bis hängend, stets glatt, regelmäßig, mit in trocknem Zustande meist runzeligem Halse, ovoid, keulen- bis birnenförmig. Ring meistens differenziert, großzellig, sich abrollend.

Deckel gewölbt bis kurz kegelförmig mit kurzem Spitzchen, selten kurz geschnäbelt. Haube flüchtig, eng kappenförmig. Stomata nur auf dem Halsteil normal phaneropor (sehr selten kryptopor). Unter der Kapselepidermis eine bis mehrere Schichten eines parenchymatischen Wassergewebes. Im Halsteile besteht das Assimilationsgewebe aus Schwammparenchym; in der Achse ein chlorophyllfreier parenchymatischer Strang; zwischen diesem und dem Sporensack ein Luftraum. Columella mächtig entwickelt, vom Peristom überwölbt, bei der Reife durch Schrumpfung verkürzt. Peristom doppelt, selten eines von beiden fehlend oder rudimentär, ohne Vorperistom. Exostom aus 16 kräftigen, ungeteilten, dolchförmigen, stets hygroskopischen, meistens fein papillösen, öfters gesäumten Zähnen bestehend, mit gerader bis zickzackförmiger Mittellinie und an der dorsalen Seite mit mehr oder weniger vorspringenden Queroder Halbringleisten, an der ventralen Seite mit quergestellten Lamellen. Endostom hyalin bis gelblich, papillös, mit einer meistens kielfaltigen, hohen Grundhaut und mit den äußeren Zähnen alternierenden, lanzettförmigen Zähnen, welche meist in der Kiellinie durchbrochen, selten ganz, und mit 1—4 fadenförmigen Wimpern versehen sind; letztere knotig oder meistens mit Anhängseln, auch wohl rudimentär bis ganz fehlend.

Wir unterscheiden mit BROTHERUS 2 Unterfamilien:

1) Gametöcien in bei weitem den meisten Fällen auf lateralen Kurztrieben. . . . . *Mielichhoferieae*
2) Gynöcien stets und Andröcien in bei weitem den meisten Fällen am Scheitel des Hauptstengels. . *Bryeae*

Bei der Unterfamilie der

Mielichhoferieae

sind die Gametöcien mit Ausnahme eines Subgenus von *Mielichhoferia* und eines von *Haplodontium* auf lateralen wurzelnden Seitensprossen an der Basis der Stengel oder der Jahressprosse inseriert. Die Kapsel ist meistens aufrecht.

Die beiden hierher gehörigen Genera lassen sich in folgender Weise unterscheiden:

I. Aeußeres Peristom fehlend, oder Peristom doppelt . *Mielichhoferia*
II. Inneres Peristom fehlend . . . . *Haplodontium*

Zur Gattung

Mielichhoferia (Fig. 204, I),

welche ich erwähnen möchte, gehören 60 Arten, die an Felsen und am Boden, meist im Gebirge wachsen, und zwar 2 in Europa, 5 in Asien, 6 in Afrika, 5 in Australien und 44 in Amerika.

Die nebenstehenden Figuren von *Mielichhoferia microstoma* auf Neugranada geben wohl eine genügende Einsicht in den Bau dieser Gattung.

Die Unterfamilie der

Bryeae

ist dadurch charakterisiert, daß die Sporogone stets an dem Scheitel der Hauptsprosse stehen und die Andröcien in bei weitem den meisten Fällen ebenfalls. Die Kapsel ist nur selten aufrecht, meistens geneigt bis hängend. Das Assimilationsgewebe hoch entwickelt. Peristom doppelt, das innere mit meist mehr oder weniger breiten, gekielten Zähnen.

Zu dieser sehr großen Unterfamilie gehören 10 Genera, von denen ich *Bryum* und *Rhodobryum* besprechen will.

Das Genus

Bryum (Fig. 204, II)

umfaßt nicht weniger als 625 Arten, welche am Boden und Felsen, selten an Bäumen oder faulenden Stämmen vorkommen und über die ganze Erde verbreitet sind. Es sind Pflanzen mit jeder denkbaren Verteilung der Geschlechter, mit knospenförmigen bis fast scheibenförmigen, stets scheitelständigen Andröcien mit zahlreichen Antheridien und fadenförmigen Paraphysen; perennierende, kräftige bis kleine Pflanzen in mehr oder weniger dichten Rasen, selten nur herdenweise. Stengel aufrecht oder

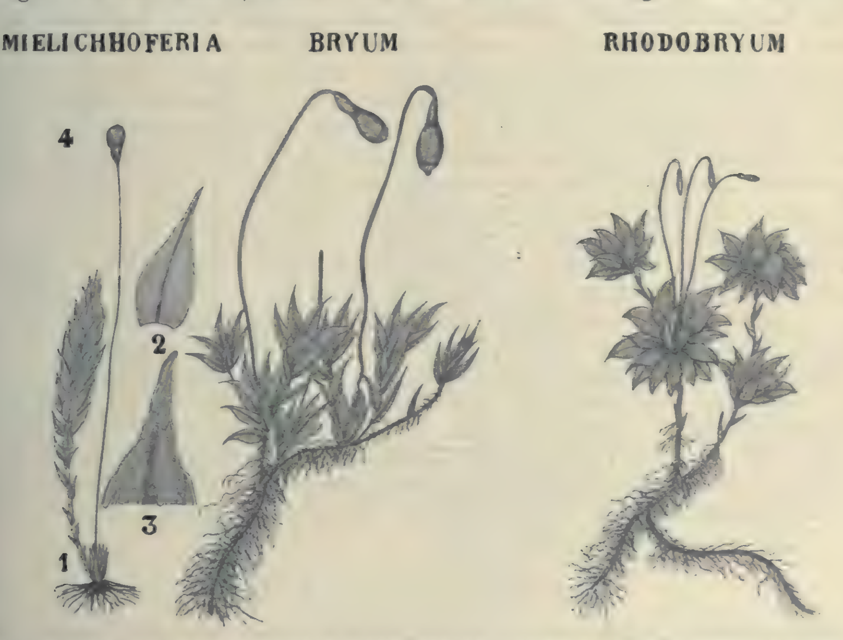


Fig. 204. I. Mielichhoferia microstoma HAMPE, nach BROTHERUS. 1 Stengel mit Fruchtsproß. 2 Stengelblatt. 3 Blattspitze. 4 Peristom. II. Bryum cernuum, nach SCHIMPER, Habitusbild. III. Rhodobryum roseum, nach SCHIMPER, Habitusbild.

aufsteigend, oft rot, meistens durch warzige Wurzelhaare mehr oder weniger verfilzt, stets unterhalb der fertilen Spitze aussprossend. Die unteren Blätter meist entfernt, die oberen mehr oder weniger büschelig gehäuft, aufrecht-abstehend, selten anliegend, mehr oder weniger hohl, ziemlich breit, eiförmig bis oval bis lanzettförmig, elliptisch oder spatelförmig, meistens zugespitzt, selten stumpf oder mit Haarspitze, oft an der Basis verengt und herablaufend, am Rande meist gesäumt, mehr oder weniger eingebogen bis spiralig eingerollt, selten ganz flach, ganzrandig oder nach der Spitze hin gezähnt. Die Mittelrippe meistens kräftig und austretend, an der Rückenseite ausspringend mit medianen Deutern, weitlichtigen, ventralen und dorsalen Zellen, einem dorsalen Stereidenband und einer Begleitergruppe, nur bei *Argyrobryum* mit basalen Deutern, ohne Begleiter. Zellen meist rhombisch bis rhombisch-sechsseitig, an der Blattbasis parenchymatisch, quadratisch bis verlängert

rechteckig. Perichaetiumblätter meistens schmäler als die gewöhnlichen und nach innen zu kleiner. Seta verlängert, meistens rot, an der Spitze hakenförmig oder bogig gekrümmt. Kapsel meist hängend oder nickend, selten horizontal, mit stets deutlichem Halse, meistens birnen- bis keulen- oder walzenförmig, selten dick ovoid bis fast kugelig, regelmäßig oder schwach gekrümmt, bisweilen nur der Hals schwach gebogen, mit phaneroporen Spaltöffnungen. Ring stets differenziert, großzellig, mehrreihig, sich meistens abrollend. Peristom stets doppelt, und Exo- und Endostom gleichlang, Zähne des Exostoms an der Insertion verschmolzen, lanzett- oder linearpfriemenförmig, allmählich oder oberhalb der Mitte plötzlich verschmälert, gelb oder orange, an der Insertion oft rot, an der Spitze meistens wasserhell und an den Rändern oft hyalin gesäumt. Die dorsale Seite fein papillös, bisweilen quergestreift. Lamellen senkrecht oder schief inseriert, bisweilen durch vertikale oder schiefe Zwischenwände unter sich verbunden; Endostom meistens ganz frei und sich mit dem Sporensack ablösend, bisweilen fest mit dem Exostom verklebt oder lose daran hängend, Grundhaut meist hoch, oberwärts kielfaltig, Zähne schmal linear bis breit lanzettpfriemenförmig, in der Kielnaht rißförmig-gespalten, klaffend bis fensterartig durchbrochen, sehr selten ganz. Wimpern fadenförmig, selten verkürzt bis fehlend, an den Gelenken mit oder ohne Knoten, meistens mit lateralen Anhängseln. Sporen 0,01 bis 0,05 mm. Deckel kegelförmig oder meist mehr oder weniger gewölbt, mit einer Zitze, selten mit einem Spitzchen.

Gewisse xerophile *Bryum*-Arten haben einen eigentümlichen Schutz gegen Austrocknung erworben. So verdankt *Bryum argenteum* seinen Namen dem Silberglanz seiner Sprosse, welcher (vergl. Göbel, Organ. S. 368) durch das Absterben der Energiden im oberen Teile der Blätter verursacht wird. Dadurch wird die Stammknospe von einem Mantel umgeben, der die Verdunstung herabsetzt. Göbel konnte nachweisen, daß es von äußeren Bedingungen abhängt, wie weit dieser Prozeß fortschreitet; bei feuchter Kultur bleiben die Pflanzen grün.

Von *Bryum* unterscheidet sich

Rhodobryum (Fig. 204, III)

zumal dadurch, daß der Stengel zunächst bloß schuppenförmige und erst nachher große Laubblätter in rosettenförmiger Anordnung bildet. Infolge des jährlichen Zuwachses trägt der Stengel Etagen von Rosetten von Laubblättern, die durch schuppentragende Stengelteile getrennt sind. Auch sind die Sporogone gehäuft, und der ganze Habitus ist *Mnium*-artig, während die Pflanzen unterirdische rhizomartige Stolonen haben.

Es gibt von diesem Genus etwa 40 Arten, welche auf feuchtem schattigen Boden in den gemäßigten und wärmeren Teilen der ganzen Erde verbreitet sind. In Europa nur das abgebildete *Bryum roseum.*

Die Familie der

Leptostomaceae

enthält nur ein Genus,

Leptostomum (Fig. 205)

mit Arten von *Bryum*-artigem Habitus.

Die Rasen sind freudiggrün, dicht, rostrot verfilzt, meistens schwellend, polsterförmig und bewohnen gewöhnlich Baumrinde, nur selten Felsen

Stengel aufrecht, gabelig geteilt, die unteren Teile stets mit feinem, glatten Rhizoidenfilz bekleidet, mit deutlichem Zentralstrang. Blätter in trocknem Zustande spiralig um den Stengel gedreht (die unteren meist kleiner) an den Stengelspitzen nicht oder kaum gehäuft, mehr oder weniger hohl, oblong, mit kürzerer oder längerer Haarspitze. Mittelrippe kräftig, mnioid gebildet, mit medianen Deutern, einer Begleitergruppe und einem halb-hufeisenförmigen Stereidenbande. Blattzellen *Mnium*-artig rund bis hexagonal, glatt, mit großen Choroplasten, nach der Basis hin etwas erweitert. Gametöcien ein- und zweihäusig. Andröcien scheitelständig, knospen- bis scheibenförmig. Paraphysen fadenförmig. Perichätialblätter wenig verschieden. Vaginula zylindrisch. Kapsel auf verlängerter, oben meistens rechtsgedrehter Seta, lang ovoid, mit kurzem,

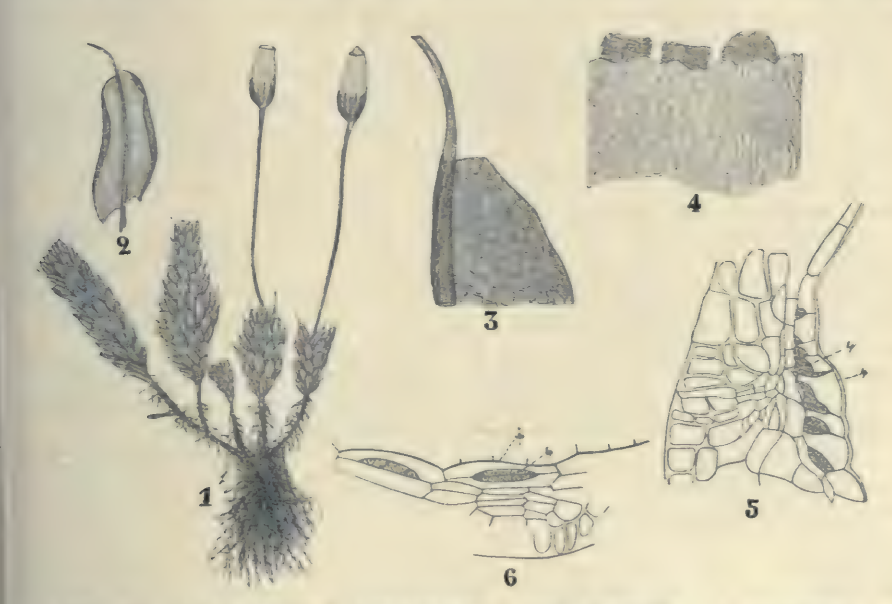


Fig. 205. Leptostomum exodontium, nach FLEISCHER. 1 Habitusbild. 2 Stengelblatt. 3 Blattspitze. 4 Peristom. 5, 6 Leptostomum flexibile, nach GÖBEL. 5 Längsschnitt. 6 Querschnitt durch den äußeren Kapselteil. Ep Exostom. Sp Endostom.

unmerklich in die Seta übergehendem Halse und sehr enger Mündung, aufrecht oder wenig geneigt. Ring nicht oder nur als sehr zarte Zellreihe differenziert. Stomata zahlreich auf dem Halsteile, kryptopor bis pseudophaneropor. Deckel flach, auffallend klein. Peristom sehr einfach.

Nach FLEISCHER hat das Peristom einige Aehnlichkeit mit dem *Buxbaumiaceen*-Peristom. GÖBEL (Flora 1906) konnte aber nachweisen, daß dies nicht richtig, daß es vielmehr seiner Entwickelung nach (Fig. 205, 5, 6) einem schwach entwickelten *Mniaceen*-Peristom am ähnlichsten und vermutlich nicht als primitiv, sondern als reduziert zu betrachten ist. Es wird sogar ein Exostom angelegt, eigentliche Zähne werden jedoch nicht gebildet, da nur einzelne Stücke der Längswände verdickt sind und dies sogar nur im unteren Teile des Deckels. Diese sind später als stark vorspringende Leisten auf der Peristomhaut sichtbar.

Das Endostom ist ebenfalls sehr wenig entwickelt und besteht nur aus einer am oberen Rand kurzgezähnten Haut. Daß dies genügt, um langsame Sporenausstreuung bei einer so großen Kapsel zu bewirken, liegt wohl an dem sehr kleinen Deckel und an der infolgedessen schon engen Kapselmündung.

Wir können also an *Leptostomum* direkt die Familie der

Mniaceae

anschließen. Es sind Pflanzen mit sehr verschiedener Geschlechterverteilung, die Gametöcien sind aber immer scheitelständig. Die Andröcien scheibenförmig, mit meistens keulenförmigen Paraphysen; die äußeren Hüllblätter an der Basis breit und hohl, nach oben zurückgebogen, die inneren viel kleiner, lockerzellig. Gynöcien meistens knospenförmig, mit fadenförmigen Paraphysen.

Meist mehr oder weniger kräftige, Schatten und anhaltende Feuchtigkeit liebende Pflanzen, welche oft ausgedehnte lose, mehr oder weniger hoch von meist papillösen Rhizoiden verfilzte Rasen bilden. Stengel mit Zentralstrang und mit oft blind endenden Blattspursträngen, meistens aufrecht; Aussprossung meist reichlich und in verschiedener Weise, nie aber innerhalb der Perichaetiumblätter.

Scheitelblätter am größten, untere Blätter und die der Ausläufer kleiner und meistens von den Rosettenblättern verschieden. Mittelrippe kräftig, an der Basis breit, nach oben gleichmäßig verschmälert, meistens vor oder in der Spitze endigend, selten nach der Spitze zu dorsal gezähnt; auf dem Querschnitt bikonvex. Stereiden dorsal und ventral oder nur dorsal, ja bisweilen sogar ganz fehlend; Begleitergruppe stets vorhanden.

Zellen parenchymatisch, meistens rund bis sechseckig, überall gleich groß oder gegen den Rand hin kleiner, fast immer glatt.

Perichätialblätter aufrecht, nach innen zu viel kleiner und schmäler werdend, ungesäumt, stets mit Mittelrippe. Seta verlängert, fest und steif, glatt, oben meistens kurz hakenförmig. Kapsel meist dünnhäutig, geneigt bis hängend, sehr selten aufrecht, regelmäßig, lang ovoid bis zylindrisch, selten fast kugelig, bisweilen gekrümmt, mit kurzem Halse. Stomata kryptopor, selten pseudophaneropor, meistens auf den Hals beschränkt. Ring meist zweireihig, gewöhnlich sich abrollend. Peristom stets doppelt, ohne Vorperistom, beide Peristome meist normal, wie bei *Bryum* ausgebildet, selten das innere kürzer. Sporen meistens groß, Deckel gewölbt bis schief geschnäbelt. Haube meist kappenförmig, schmal, meist flüchtig und mit Ausnahme von *Mnium trichomitrium* glatt. Hierzu gehören 5 Genera, von denen ich 3, welche sich in folgender Weise unterscheiden lassen, besprechen will:

I. Beide Peristome gleichlang.
  a) Stengelschuppen nicht weißlich, Stengel meist baumartig verzweigt . . . . *Mnium*
  b) Stengelschuppen weißlich, Stengel baumartig verzweigt *Leucolepis*
II. Aeußeres Peristom kürzer, abgestutzt . . . . *Cinclidium*

Das Genus

Mnium

umfaßt etwa 72 Arten, welche in Mooren, auf dem Boden, auf Felsen oder auf Bäumen leben und über die ganze Erde verbreitet sind. In Europa wachsen 27 Arten. Es sind meistens großblättrige Moose mit

schön entwickelter Mittelrippe und mit öfters mehreren Sporogonen am Stengelscheitel. Die Stengelscheitel öfters rosettenartig.

Die Gametöcien sind scheibenförmig; die Blätter meistens gesäumt gezähnt.

Allerlei Formen kommen vor: ***Mnium hornum*** (Fig. 206, 1) z. B. ist ziemlich gleichmäßig beblättert, bei ***Mnium spinulosum*** (Fig. 206, 6) finden wir Blattrosetten an den Stengelspitzen, während die Stengel weiter unten reduzierte Blätter tragen, ***Mnium undulatum*** (Fig. 206, 10, 11) zeigt dagegen eine Differenzierung in orthotrope und plagiotrope Sprosse, und zwar sind hier die fertilen Sprosse orthotrop, die vegetativen plagiotrop. Die Andröcien sind schön scheibenförmig, die Gynöcien meistens



Fig. 206. Mnium hornum, nach GÖBEL, LIMPRICHT, STRASBURGER und SCHIMPER. 1 Pflanze mit jungem, 2 mit reifem aber noch nicht entdeckeltem Sporogon, zwischen den beiden eine entdeckelte Kapsel. 3 Zwei Zähne des äußeren Peristoms. 4 Inneres Peristom mit Zähnen und feinen Schleuderfäden. 5 Teil eines Querschnittes durch die Kapselwand in der Nähe des Ringes, außen schleimhaltige Annuluszellen, weiter nach innen die partiären Wandverdickungen, welche das Exostom bilden, ganz innen das an seiner Basis als Haut erscheinende Endostom. 6—9 Mnium spinulosum, nach SCHIMPER. 6 Habitusbild. 7 Kapsel. 8 Peristom. 9 Querschnitt eines noch nicht fertigen Gynoeciums von Mnium undulatum, zwischen den Archegonien dicht gedrängt die durchschnittenen Paraphysen. 10 Mnium undulatum, vegetativer Sproß, er ist erst orthotrop und wird dann plagiotrop. 11 Orthotroper Sproß, welcher mit einem rosettenförmigen Antheridienstand abgeschlossen hat; unterhalb desselben sind vegetative, von Anfang an plagiotrope Seitensprosse entstanden.

auch, in den Andröcien finden sich keulenförmige, in den Gynöcien dicht gehäufte fadenförmige Paraphysen.

Die Gattung

Leucolepis

enthält nur eine Art: *L. acanthoneura* (SCHWÄGR.) LINDB.

Sie wächst in den Wäldern der nordamerikanischen Westküste von Sitka bis Kalifornien ziemlich häufig. Sie ist baumförmig verzweigt, 6—10 cm hoch, hat einen ohrförmigen Blattgrund und am unverzweigten

Stengelteile weißliche Schuppen, welche sehr schöne Cilien tragen, und weißliche Perichaetiumblätter; das Peristom ist einem *Mnium*-Peristom sehr ähnlich.

Das Genus

Cinclidium (Fig. 208)

umfaßt 5 Arten von Moormoosen, aus dem Norden Europas und Amerikas.

Es unterscheidet sich von *Mnium* zumal dadurch, daß die Zähne des inneren Peristoms an der Spitze zu einer Cupula verbunden sind. Die Sporen werden ausgestreut durch die Oeffnungen zwischen den unteren freien Stücken der Zähne des Endostoms, welche bei feuchtem Wetter wieder durch die des Exostoms geschlossen werden.

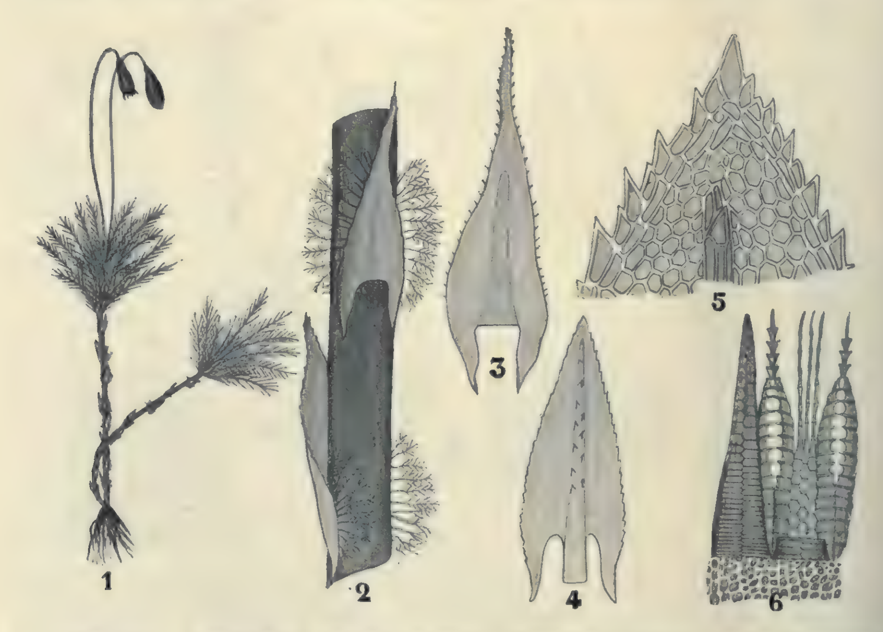


Fig. 207. Leucolepis acanthoneura (SCHWÄGR.) LINDB., nach BROTHERUS. 1 Fruchtende Pflanze. 2 Unteres Stengelstück. 3 Stengelblatt. 4 Astblatt. 5 Blattspitze. 6 Peristom.

Das abgebildete *C. stygium* kommt uns am nächsten bei Waren in Mecklenburg und bei Hamburg zwischen Winterhude und Barmbeck vor. An die *Mniaceen* schließen wir vielleicht am besten die kleine Familie der

Calomniaceen

an. Sie enthält nur ein Genus: *Calomnion*, welches früher zu den *Mniaceen* gestellt wurde, aber sicher besser als Typus einer eigenen Familie betrachtet wird.

Es sind diöcische Pflanzen ohne Peristom. Die Gametöcien sind knospenförmig, mit spärlichen Paraphysen oder ohne solche. Sehr schlanke Pflanzen in mehr oder weniger dichten, grünen, später bräunlichgrünen, schwach glänzenden Rasen. Hauptstengel kriechend, wurzelnd; sekundäre Stengel aufrecht, dünn, aber steif, mit drei Reihen

von Blättern, von denen zwei beinahe als Oberblätter, und eine beinahe als Amphigastrien entwickelt. Die lateralen Blätter sind quer inseriert, aber etwa um 90° gedreht; die Mittelrippe erreicht die Spitze oder endet kurz unter ihr. Perichätialblätter aufrecht, lang-zungenförmig, spitz. Seta terminal, verlängert, aufrecht. Kapsel aufrecht, zylindrisch, glatt, kurzhalsig, Ring breit, kein Peristom, Sporen klein. Deckel aus kegeliger Basis lang und fein geschnäbelt. Haube kappenförmig.

Es gibt 3 Arten, alle auf Baumfarnen wachsend, und zwar eine aus Neu-Seeland, eine aus Tahiti und eine von den Samoainseln.

Die Arten der Familie der

Rhizogoniaceen

bewohnen fast alle den Boden, nur einige wenige sind Rindenbewohner. Außer nahe der Basis verzweigen sie sich meistens nicht, ihre Blatt-



Fig. 208. Cinclidium stygium Sw. 1 Habitusbild, nach LIMPRICHT, 2—6 nach SCHIMPER. 2 Fruchtende Pflanze. 3 Blattspitze. 4 Kapsel. 5—6 Peristom.

stellung ist eigentümlich. Gametöcien und Sporogone stets bodenständig oder lateral aus den unteren Stengelteilen entspringend, so daß die Gametöcien oft zwischen dem Rhizoidenfilze versteckt sind. Die Paraphysen sind fadenförmig, die Seta verlängert, glatt, die Kapsel ziemlich lang, aufrecht bis geneigt. Das Peristom ist doppelt, *Mnium*-artig, oder das Peristom fehlt (*Hymenodon*).

Die *Rhizogoniaceen* bewohnen meistens die tropischen und subtropischen Teile der südlichen Halbkugel. Es gehören hierher 5 Gattungen, von denen ich hier

Rhizogonium

besprechen will, ein Genus von 25 Arten, von denen keine einzige in Europa vorkommt.

Nehmen wir als Beispiel ein paar Fälle aus der extremsten Sektion, nämlich aus

Eurhizogonium.

Das Charakteristische dieser Gruppe liegt in dem Umstand, daß die sehr kleinen radiären, Archegonien oder Antheridien tragenden Sprosse an der Basis der sterilen, zweizeilig beblätterten stehen (Fig. 209, 1, 2). Diese fertilen Sprosse sind im Rhizoidenfilz versteckt und kommen für die Photosynthese kaum in Betracht.

Folglich leben sie als Parasiten auf den sterilen Sprossen; auch diese entstehen an der Basis der älteren sterilen Sprosse (Fig. 209, 2), und das erklärt das rasenartige Vorkommen dieser Pflänzchen.



Fig. 209. 1 Rhizogonium aristatum, Habitusbild. Links ein steriler, rechts ein fertiler Sproß. 2 Rh. novae-hollandiae, Basis einer Sproßgruppe, man sieht zwei fertile, knospenförmige radiäre Sprosse scheinbar aus dem Rhizoidenfilz entspringen, und die unteren Teile von 7 sterilen Sprossen. 3, 4 Rh. bifarium SCH. 3 Innovation. 4 Fruchtende Pflanze. 1—2 nach GÖBEL, 3—4 nach BROTHERUS.

Bei *Rhizogonium bifarium* (Fig. 209, 3, 4) entstehen die fertilen Sprosse nicht so dicht an der Basis der sterilen, sondern höher hinauf. und überdies ist der untere Teil des sterilen Sprosses ziemlich hoch hinauf radiär beblättert, während erst bedeutend höher Zweige gebildet werden, welche zweizeilig beblättert sind.

Weiter gibt es Arten, wie *Rhizogonium badakense* (Fig. 210, 1), welche dauernd radiär beblättert sind.

Wir erhalten also bei *Rhizogonium* folgende Reihe:

1) Arten mit ausschließlich radiär beblätterten Sprossen;

2) Arten mit radiären Sprossen, welche oberseits zweiteilig beblättert werden und zweizeilige Seitenzweige hervorbringen;

3) Arten, bei welchen der radiär beblätterte Stammteil sehr klein ist oder ganz wegfällt.

Unter den Formen mit zweizeiliger Blattstellung können die Blätter (z. B. bei *R. Novae-Hollandiae*) nicht oder nur sehr wenig gedreht sein, in welchem Falle die breite Seite des Blattes senkrecht auf der Achse des Stengels steht, oder aber sie sind um 90° gedreht, so daß die breite Seite des Blattes in dieselbe Ebene mit dem Stengel zu liegen kommt, z. B. bei *Rhizogonium distichum* (Fig. 210, 3, 4), *Rh. aristatum* (Fig. 209, 1) etc.

Wie wir sahen, gibt es Formen, bei denen die radiäre Blattstellung in eine zweireihige übergeht. Ein solches Verhalten ist bei den Moosen nicht ohne Analogon. Vor längerer Zeit hat schon HOFMEISTER nachgewiesen, daß bei *Fissidens bryoides* die unteren, noch unterirdischen



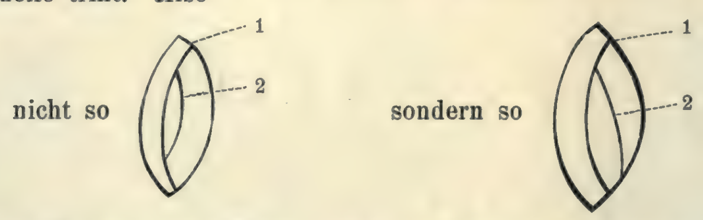
Fig. 210. Rhizogonium badakense FLEISCHER. 1 Habitusbild. 2 Männliche Pflanze. 1, 2 nach FLEISCHER, 3—7 nach GÖBEL. 3—4 Rh. distichum, Habitusbild des Endes eines sterilen Sprosses, von zwei Seiten gesehen. 5 Rh. Novae-Hollandiae, Querschnitt durch den Scheitel eines sterilen Sprosses, die nicht zur Blattbildung verwendeten Segmente sind mit × bezeichnet. 6, 7 Rh. aristatum, Querschnitt durch eine Sproßspitze, 6 tiefer, 7 höher (mit Scheitelzelle).

Sprosse mit einer dreiseitigen Scheitelzelle wachsen, und daß erst später die Scheitelzelle zweischneidig wird.

Bei *Rhizogonium Novae-Hollandiae* (Fig. 210, 5) wies GÖBEL nun einen sehr interessanten Uebergang zwischen einer dreischneidigen und einer zweischneidigen Scheitelzelle nach, denn trotzdem diese Pflanze zweizeilig beblättert ist, ist die Scheitelzelle noch dreischneidig; es bleibt aber konstant eines der von ihr gebildeten Segmente steril, während die beiden anderen Blätter bilden.

Bei dieser Art, bei welcher die Sprosse an der Basis bisweilen noch radiär beblättert sind, wird dies dadurch verursacht, daß die Scheitelzelle zunächst noch aus allen drei Segmenten Blätter bildet und erst später jedesmal eins der Segmente dieses Vermögen verliert.

Rhizogonium aristatum (Fig. 210, 6, 7) lieferte einen neuen Beweis für GÖBELs Auffassung, daß bei *Rhizogonium* die zweischneidige Scheitelzelle aus der dreiseitigen entstanden ist, denn es stellte sich auch hier heraus, daß die zwei Blattreihen nicht senkrechte, sondern schiefe Zeilen bilden, und die hier zweischneidige Scheitelzelle zeigt, daß das jüngste Segment an der anodischen Seite vorspringt, d. h. dort breiter ist. Dadurch entsteht die schiefe Richtung der beiden Blattzeilen, und die Scheitelzelle ist denn auch hier nicht typisch zweischneidig, wie daraus hervorgeht, daß die ein neues Segment abschneidende Wand sich nicht beiderseits an die nächstfrühere Segmentwand ansetzt, sondern bloß mit einem Ende, während das andere Ende die gegenüberliegende Wand der Scheitelzelle trifft. Also



Die Wand (2) hat also offenbar noch die Neigung, sich an die früher vorhandene, jetzt aber fehlende 3. Segmentwand anzusetzen, wie sie gewöhnt war zu tun, als die Scheitelzelle noch dreischneidig war.

Die Familie der

Aulacomniaceae

enthält diöcische, selten autöcische Pflanzen mit scheitelständigen Gametöcien. Die Andröcien sind knospen- oder scheibenförmig. Es sind kräftige bis schlanke Pflanzen, welche in mehr oder weniger hohen, meistens dicht mit glattem Stengelfilz verwebten, glanzlosen Rasen wachsen. Der Stengel hat einen scharf begrenzten kleinzelligen Zentralstrang ohne Blattspurstränge und meistens mit lockerer Außenrinde. Unter dem terminalen Gametoecium sind 1—3 Innovationen vorhanden. Auch entspringen oft schlanke sterile Seitensprosse aus den älteren Stammteilen. Die Blätter stehen in 8 Reihen und nehmen nach oben hin nach und nach an Größe zu, sind gekielt-rinnenförmig oder hohl, lang-eiförmig, lanzettförmig bis linear-lanzettförmig, ungesäumt, meistens oberwärts gezähnt. Die Mittelrippe hört meist vor der Spitze auf, hat mehrere mediane Deuter, eine kleine Begleitergruppe, einen dorsalen und ventralen Stereidengürtel und differenzierte, ventrale und dorsale Zellen. Zellen klein, rundlich, verdickt, meistens papillös. Perichaetiumblätter differenziert, von wechselnder Form. Sporogone einzeln; Seta mehr oder weniger verlängert, aufrecht. Kapsel geneigt, selten aufrecht, lang-eiförmig bis zylindrisch, kurzhalsig, fest, mehr oder weniger deutlich gerippt, in trocknem Zustande grubig. Ring stets vorhanden. Zellen der Kapselwand rechteckig bis verlängert, mit stark verdickten Längswänden. Stomata normal phaneropor, nur auf dem Halsteile vorkommend. Peristomzähne stets doppelt, beide frei und wie bei *Bryum* gebildet. Sporen klein. Deckel verlängert bis geschnäbelt. Haube schmal kappenförmig, lang geschnäbelt, einseitig gespalten, flüchtig.

Die *Aulacomniaceen* bilden eine kleine Familie, deren Arten über die kälteren und gemäßigten Zonen der Erde verbreitet sind, wo sie auf feuchtem Boden, in Mooren, auf Bäumen und Felsen wachsen.

Die Familie enthält zwei nahe verwandte Gattungen: *Leptotheca* und *Aulacomnium*, erstere ist auf die südliche Halbkugel beschränkt, letztere bewohnt zumal die nördliche Halbkugel.

Von diesen will ich das, auch bei uns häufige

Aulacomnium androgynum

besprechen. Es sind zweihäusige Pflänzchen mit knospenförmigen Gametöcien, welche in dicht polsterförmigen, freudiggrünen Rasen von etwa 1,5 cm Höhe mit rostrotem Wurzelfilz wachsen.

Sie sind zumal interessant durch die sogenannten Pseudopodien (Fig. 211, 2), das sind meistens blattlose Stengelstücke, welche an ihrer

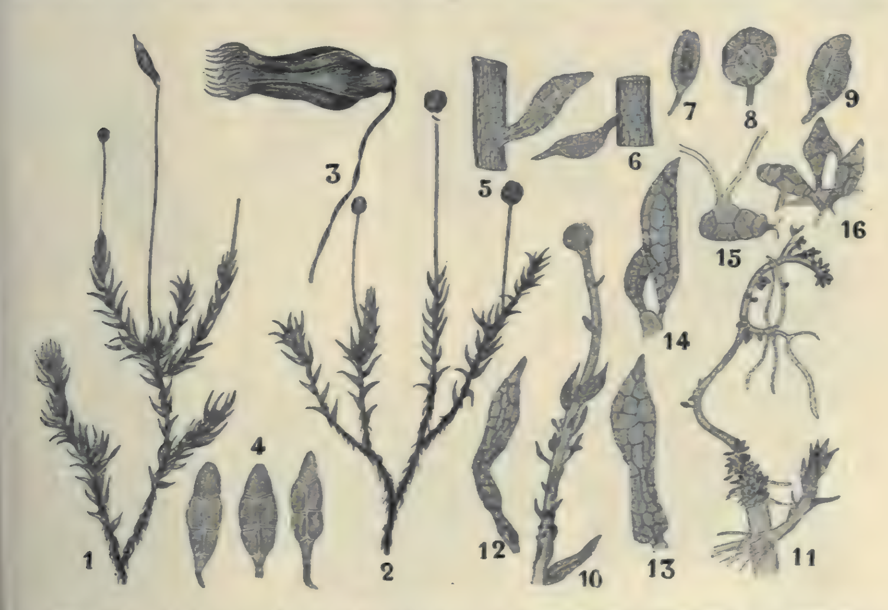


Fig. 211. Aulacomnium androgynum, nach SCHIMPER, CORRENS und JONGMANS. 1 Fruchtende Pflanze. 2 Pflanze mit Brutkörpern. 3 Kapsel. 4—9 Brutkörper. 10 Eine Pflanze, von der das Pseudopodium außer dem Köpfchen noch mehrere abnorme Gebilde, die sogenannten Uebergangsbildungen, trägt. 12—14 Verschiedene dieser Gebilde stärker vergrößert. 11 Ein mit seinem Köpfchen versehenes Pseudopodium, unten abgeschnitten und in Sand eingesteckt, das Köpfchen ist durchgewachsen. 15—16 Brutkörper, die, am Pseudopodium festsitzend, ausgewachsen sind.

Spitze ein rundes Köpfchen aus Brutkörpern tragen. Die Kapsel ist zunächst aufrecht, später geneigt, horizontal bis nickend, lang zylindrisch, rotbraun, in trocknem Zustande faltig. Peristom doppelt.

Die Pflanzen kommen an feucht-schattigen Stellen, mit Vorliebe auf Sandboden, an Baumstümpfen oder auch wohl einfach am Boden vor; steigen aber nicht hoch ins Gebirge hinauf.

JONGMANS konnte nachweisen, daß die Brutkörper auch hier auf sekundäres Protonema zurückzuführen sind; die ersten Brutknospen entstehen meistens in der Vierzahl aus dem Blatteile der Segmente; die später gebildeten werden zwischen die ersteren eingeschoben und entstehen zum größten Teil aus dem Stammteile der Segmente.

Auch hier werden die jüngsten Segmente des Pseudopodiums, ja oft sogar die Scheitelzelle ganz aufgebraucht, bisweilen aber kann letztere intakt bleiben, wie Durchwachsungen (Fig. 211, 11) beweisen. Bisweilen wird ein Teil eines Segmentes zur Blattbildung, ein anderer zur Bildung von Brutkörpern verwendet, auch können Uebergangsgebilde zwischen Blättern und Brutkörper entstehen (Fig. 211, 10). Während normal die Brutkörper, bevor sie keimen, abfallen, geschieht es auch wohl, daß noch am Pseudopodium festsitzende Brutkörper schon auskeimen (Fig. 211, 15, 16).

Abgebrochene Pseudopodien können sich regenerieren und zeigen dabei Polarität, am unteren Ende entstehen Rhizoide, am oberen grünes Protonema.

Auch die Blätter können unter bestimmten Bedingungen Protonema bilden.

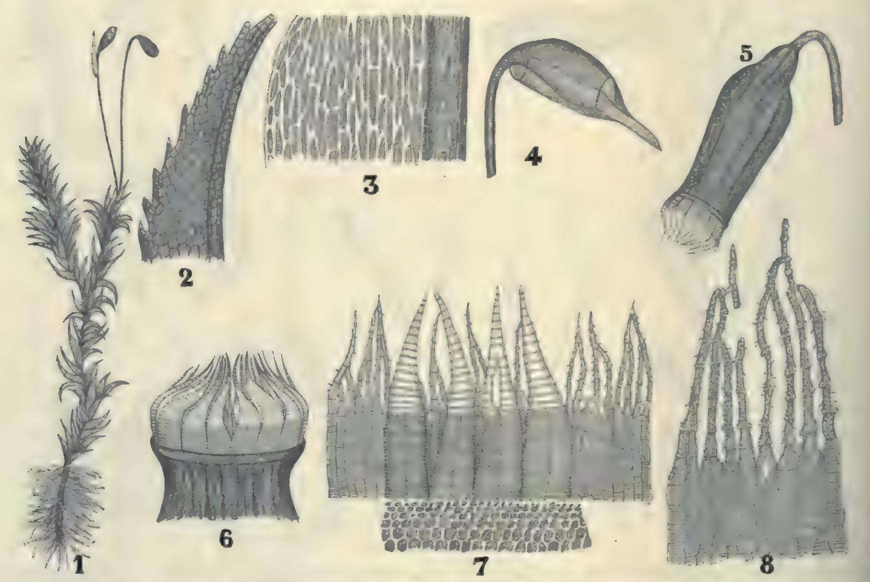


Fig. 212. Timmia bavarica, nach SCHIMPER und LIMPRICHT. 1 Habitusbild. 2 Blattspitze. 3 Blattbasis. 4 Kapsel mit Haube. 5 Entdeckelte Kapsel. 6—8 T. megapolitana, nach SCHIMPER. 6 Kapselmündung. 7 Peristom. 8 Endostom.

Die Familie der

Timmiaceen

gleicht in Habitus und Vorkommen den *Aulacomniaceen*, sie unterscheidet sich von diesen zumal dadurch, daß das innere Peristom 64 fadenförmige Zähne besitzt, welche in Gruppen von 3—5 hier und dort anastomosieren oder mit den Spitzen vereinigt sind.

Es gibt 10 zu dieser Familie gehörige Arten, welche über Asien, Europa und Nordamerika verbreitet sind. Gewisse Arten, wie z. B.

Timmia bavarica (Fig. 212, 1)

zeigen eine auffallend weite Verbreitung.

Sie kommt im Kalkgebirge auf schattigen Felsen, an steinigen Abhängen etc., zumal in Spalten und Höhlen durch Zentraleuropa, von dem

Jura bis zur Tatra vor, wird aber auch in Frankreich, in Italien, in den Pyrenäen, in Algerien, im Kaukasus, in Kaschmir, in Zentralasien und in Montana (U. S.) angetroffen.

Sie gleicht einem *Aulacomnium*, und bildet 1—3 männliche Sprosse neben dem Gynoecium. Sie wächst in lockern, bis 8 cm hohen, oben freudiggrünen, innen mit rotbraunem Wurzelfilz versehenen Rasen. Der Stengel ist dichotom oder büschelig verzweigt und zeigt unter der Aussprossung meistens einen dreifachen Zentralstrang.

Die Familie der

Meeseaceae

unterscheidet sich von den *Bryaceen* und *Mniaceen* zumal dadurch, daß die Zähne des Exostoms deutlich kürzer sind als die des Endostoms.

Es sind meistens in Torfstichen und tieferen Mooren der kälteren und gemäßigten Zonen der nördlichen Halbkugel lebende Moose, welche den Tropen ganz fehlen und auf der nördlichen Halbkugel selten sind.

Eine der charakteristischen Formen aus den tiefen Torfmooren Deutschlands ist

Meesea triquetra.

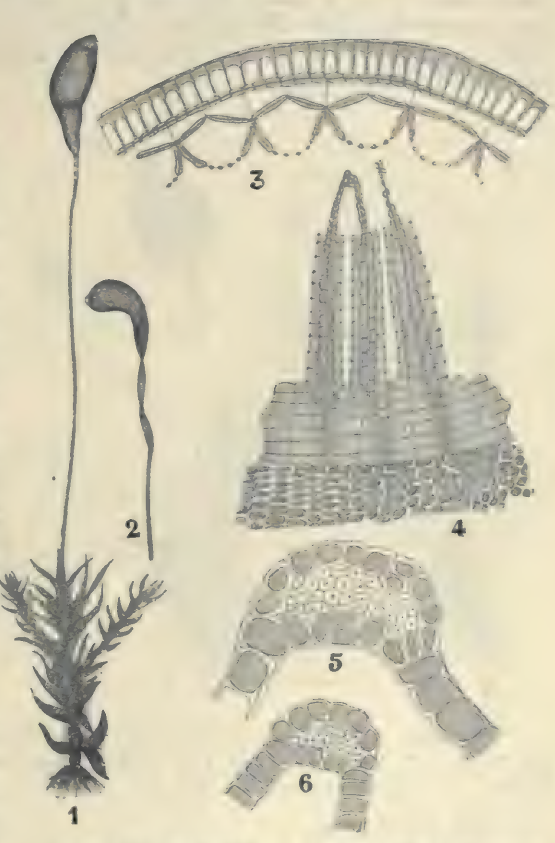


Fig. 213. Meesea triquetra, nach LIMPRICHT. 1 Habitusbild. 2 Kapsel. 3 Querschnitt durch das Peristom. 4 Peristom. 5, 6 Blattquerschnitte.

Es sind zweihäusige Pflanzen mit scheibenförmigen Andröcien mit breiten Hüllblättern, deren zugeschärfte Spitze zurückgeschlagen ist, und die am Rande gesägt sind. Zahlreiche Antheridien und fast keulenförmige Paraphysen sind darin vorhanden, während in den Gynöcien die Paraphysen fadenförmig sind.

Die Rasen sind ziemlich fest, oft groß, mehr oder weniger steif und 10—15 cm hoch, dunkel- oder freudiggrün, nach innen zu mehr oder weniger schwarz. Der Stengel wächst aufrecht und trägt an der Basis braunrote Wurzelhaare, unter dem Scheitel 1 oder 2 locker beblätterte schlanke Sprosse und in den Achseln der oberen Blätter kurze, violette paraphysenartige Haare. Der Stengel ist im Querschnitt dreieckig, mit großem, scharfbegrenztem, schließlich gelbem Zentralstrang. Das sehr lockere, dünnwandige Grundgewebe ist scharf von dem vier- bis sechs-

schichtigen Rindengewebe getrennt, eine unterbrochene blatteigene Außenrinde kommt vor. Die Blätter stehen in 3 Zeilen, ihre Form geht aus der Fig. 213, 1 hervor. Die Kapsel ist braungelb, schließlich rötlichbraun, der Deckel kegelförmig stumpf. Das Exostom kurz, das Endostom lang, die primären Zellwände des Endostoms sind nicht vollständig resorbiert, wodurch die Cilien oberwärts als perlschnurartige Verdickungen angedeutet sind; beim Abwerfen des Deckels bleiben diese zum größten Teile an der Columella hängen. Von *Meesea triquetra* gibt es eine var. *timmioides,* einer *Timmia* sehr ähnlich, und eine flutende Riesenform, die var. *gigantea,* deren bis 30 cm lange Stengel sich auf dem Wasser ausbreiten. Ueberdies ist ein Bastard *M. longiseta* und *triquetra* ARNELL aus Nordsibirien bekannt.



Fig. 214. **Bartramia pomiformis**, nach SCHIMPER. 1 Habitusbild. 2 Kapsel mit Haube. 3 Fruktifizierender Ast. 5 Ein solcher entblättert, um die Antheridien zu zeigen. 4 Längsschnitt durch die Kapsel.

Die Familie der

Bartramiaceen

unterscheidet sich von der der *Aulacomniaceen* besonders durch die kugelige Kapsel.

Von den 8 zu dieser Familie gehörigen Gattungen will ich nur 3 besprechen, nämlich *Bartramia, Philonotis* und *Breutelia.*

Das Genus

Bartramia (Fig. 214, 215)

ist sehr umfangreich, es enthält 91 Arten, die über die ganze Erde verbreitet, an trocknen oder mäßig feuchten Stellen wachsen. Als Typus des Genus mag

Bartramia pomiformis

besprochen werden.

Es sind einhäusige Pflänzchen mit einem terminalen Androecium neben den Gynöcien, mit zwei kleinen lang-eiförmigen Perichaetiumblättern, mit stachelspitzig austretenden Mittelrippen.

Sie wachsen in schwellenden, mehr oder weniger polsterförmigen, bis 8 cm hohen Rasen, von sanft blaugrüner bis gelbgrüner Farbe, welche bis hoch an die Stengel hinauf mit einem braunen, fein papillösen Wurzelfilz verwebt sind. Die Stengel sind geteilt, mit verkürzten, dicken und gestreckten, schlanken Sprossen. Auf dem Querschnitt ist der Stengel vielkantig, der Zentralstrang klein, gut begrenzt. Die Rinde ist rot und hat eine dünnwandige, kleinzellige Außenrinde. Blätter aufrecht abstehend bis abstehend; in trocknem Zustande verbogen bis

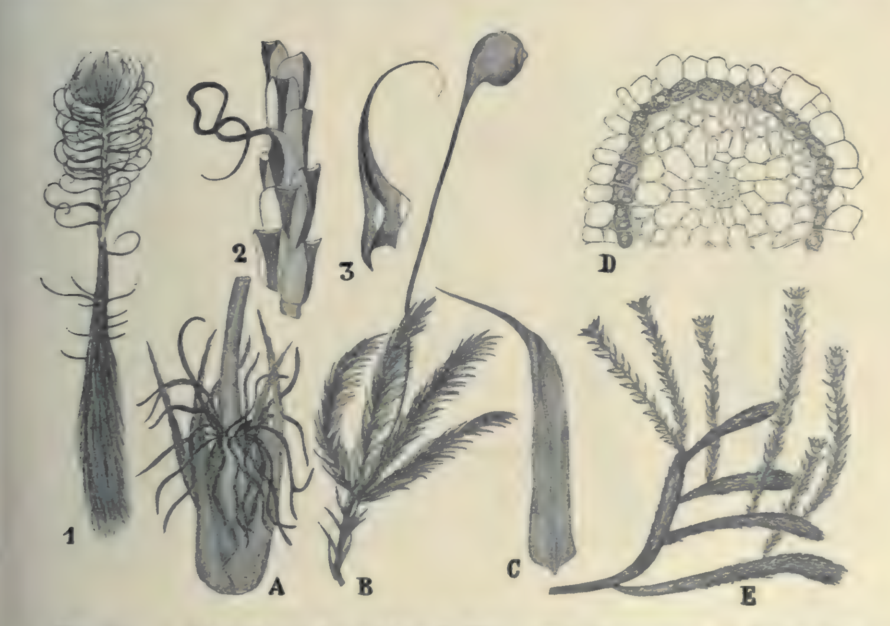


Fig. 215. I. Bartramia defoliata C. MÜLL., nach BROTHERUS. 1 Sterile Pflanze. 2 Stengelteil im trocknen Zustande. 3 Stengelblatt. II. Philonotis. A Ph. mollis B. et LAC., Perichaetium mit Rhizoidenbildung aus dem Rande der Vaginula, nach FLEISCHER. B Ph. radicalis PARIS, Habitusbild nach SULLIVANT. C Stengelblatt von Ph. mollis, nach FLEISCHER. D Stammquerschnitt von Ph. Turneriana MITTEN, mit sphagnoider Außenrinde, nach FLEISCHER. E Ph. vagans HOOK. et WILS. Habitusbild nach BROTHERUS.

gekräuselt, aus einer langen, gelben, nicht scheidigen Basis nach und nach lanzett- bis linear-pfriemenförmig werdend, bis 5 mm lang. Die Seta ist 1—2 cm lang, rot, kaum gedreht. Die Kapsel ist kugelig, gelbbraun, schließlich braun, in trocknem Zustande mit tiefen Längsfurchen. Peristom doppelt. In den Niederlanden öfters an Bachufern in der Heide vorkommend, überaus häufig in der Drachenschlucht bei Eisenach.

Eine sehr interessante Form ist *Bartramia defoliata* (Fig. 215, I), mit langen, abstehenden, zurückgebogenen Blättern, deren Lamina hinfällig ist, so daß schließlich die älteren Stengelteile nur von Blattscheiden bekleidet sind.

Die Gattung

Philonotis,

welche in 188 Arten über die ganze Welt verbreitet ist, gleicht sehr einer *Bartramia*, ist aber zumal durch ihre sphagnoide Außenrinde (Fig. 215, D) gekennzeichnet; weist aber bei verschiedenen Arten manche morphologisch interessante Verschiedenheit auf. So bildet z. B. *Philonotis mollis* (Fig. 215, A), eine javanische Art, am oberen Rande der Vaginula Rhizoide, und die südamerikanische *Philonotis vagans* ist interessant durch den gänzlich abweichenden Habitus der männlichen Zweige (Fig. 215, E).



Fig. 216. Breutelia arundinifolia FLEISCHER. 1 Habitusbild der weiblichen, 2 der männlichen Pflanze. 3 Androecium. 1—3 nach FLEISCHER. 4 Stengelquerschnitt von Br. robusta HAMPE, nach ROTH.

Während die Außenrinde von *Philonotis* einschichtig ist, ist die von

Breutelia

viel dicker (Fig. 216, 4).

Die *Breutelia*-Arten haben den Habitus (Fig. 216, 1, 2) eines *Hylocomium*, es gibt deren 81, von denen nur eine in Europa vorkommt, während die anderen über die ganze Welt verteilt sind. Sehr schön sind bei dieser Gattung die scheibenförmigen Andröcien (Fig. 216, 3).

Die letzte Familie der *Bryoideae* ist die der

Spiridentaceae,

welche Arten zählt, die zu den größten Repräsentanten der Mooswelt gerechnet werden können.

Mit Sicherheit sind sie nur noch aus dem Malayischen Archipel und von einigen pazifischen und australischen Inseln bekannt geworden. Habituell sind sie einer *Breutelia* ähnlich, werden aber ihrer pleurocarpen Sporogone wegen meistens bei den *Neckeraceen* untergebracht und sind nach FLEISCHER vielleicht am nächsten mit den *Rhizogoniaceen* verwandt.

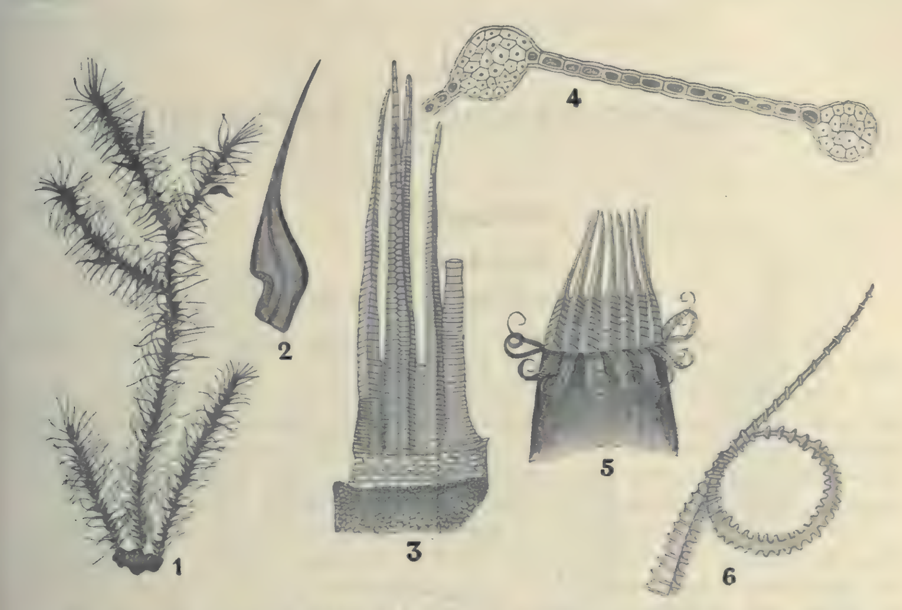


Fig. 217. Spiridens Mülleri HAMPE. 1 Habitusbild der fruchtenden Pflanze. 2 Blatt. 3 Peristomzähne von Sp. Reinwardtii NEES. 5 Peristom von derselben. 6 Pfriementeil eines Peristomzahnes von Sp. flagellosus SCHIMPER, von der Seite gesehen. 4 Blattquerschnitt von Sp. Reinwardtii, nach FEDERLEY, LORENTZ, FLEISCHER und SCHIMPER.

Es sind Rindenbewohner mit horizontal vom Substrat abstehenden bis hängenden Stengeln, sie sind unregelmäßig verzweigt, mit kriechendem Rhizom. Die Sporogone stehen lateral, haben eine sehr kurze Seta und sind von den Stengelblättern umhüllt. Das Peristom ist doppelt. Die Stengel von *Sp. Reinwardtii* können bis 30 cm lang werden.

Dreiundzwanzigste Vorlesung.

Schizodonten.

Diplolepideae.

Metacranaceales. — Isobryoideae.

Die *Isobryoideae* umfassen Arten mit doppeltem Peristom, welches aber oft scheinbar einfach ist oder fehlt.

Die 16 Zähne des Exostoms sind selten zu 8 Paarzähnen, noch seltener alle untereinander verbunden und rudimentär. Die dorsale Schicht ist dicker als die ventrale, aus 2 Reihen rechteckiger bis rundlicher Membranplatten zusammengesetzt, längs- und quergestrichelt oder papillös, sehr selten mit vorspringenden Querbalken versehen.

Die dünnere Ventralschicht mit oder ohne vorspringende Querbalken. Das Endostom nie vollständig; auch wohl ganz fehlend, bisweilen nur als Membran vorhanden, nicht oder undeutlich kielfaltig, dem Exostom parallel und bisweilen damit verklebt (*Macromitrium*). Die Zähne des Endostoms als schmale, 1—2 Zellreihen breite Cilien entwickelt oder lanzettförmig, ohne oder mit Kiellinie, oft ohne Grundhaut, stets ohne Wimpern und immer zwischen den Zähnen des Exostoms sichtbar.

Die Sektion enthält eine große Anzahl von Familien, welche zum Teil nur durch geringfügige Merkmale unterschieden werden können und sich infolgedessen nicht gut kurz charakteriseren lassen.

Folgende Tabelle kann vielleicht nützlich sein.

I. Blätter zweireihig . . . . *Eustichiaceae*
II. Blätter nicht zweireihig.
  a) Acrocarp . . . . *Orthotrichaceae*
  b) Pleurocarp.
    1) Mit Zentralstrang. . . . . *Erpodiaceae*
    2) Mit Zentralstrang im Rhizom, aber ohne solchen in den aufsteigenden Aesten . . . . *Cryphaeaceae*
    3) Ohne oder mit armzelligem Zentralstrang.
      A. Stengel nicht kriechend.
        α) Peristom fehlend oder einfach . . . . *Hedwigiaceae*
        β) Peristom doppelt. . . . . *Fontinalaceae*
      B. Stengel kriechend.
        I. Andröcien axillar . . . . *Leucodontaceae*
        II. Andröcien terminal.
          α) Blätter mit zarter, nie vollständiger Mittelrippe . . . . *Entodontaceae*
          β) Blätter ohne Mittelrippe . . . . . *Fabroniaceae*

Ueber ihre Beziehungen zueinander bleibt noch viel zu untersuchen, das Bekannte wird unten kurz angegeben werden.

Fangen wir die Besprechung mit der Familie der

Eustichiaceen

an, einer Familie, welche nur ein Genus enthält, nämlich

Eustichia.

Die hierher gehörigen 8 Arten wachsen an Felsen, an Steinen und am Boden, fast ausschließlich auf der südlichen Halbkugel; es sind diöcische, sehr schlanke, fadenförmige, abgeflachte Pflänzchen, welche in



Fig. 218. I. Eustichia Poeppigii C. MÜLL., nach BROTHERUS. 1 Habitus. 2 Stengelstück. 3 Blattspitze. 4—6 Kapsel. 7 Peristom. II. Anoectangium compactum SUL., nach LIMPRICHT. 1 Habitus. 2 Blatt. 3 Blattquerschnitt.

dichten, freudiggrünen, innen bräunlichen, mehr oder weniger braunfilzigen, glanzlosen Rasen vorkommen. Die Stengel sind rundlich, mit schwachem Zentralstrang, aufrecht, dichtbeblättert, oberwärts mehr oder weniger verzweigt. Die Blätter zweizeilig, angedrückt, sehr hohl, oval, stumpf, kurz stachelspitzig, mit flachen, durch breite Papillen fein gekerbten Rändern. Perichätien terminal an Kurztrieben, welche an der Basis wurzeln, mit hochscheidigen, kurz pfriemenförmig zugespitzten Blättern. Seta aufrecht, dünn, rötlichgelb. Kapsel aufrecht, regelmäßig, oval, kurzhalsig, achtrippig, in trocknem Zustande grubig. Ring fehlend, Endostom unterhalb der Mündung inseriert. Zähne 16, an der Basis verwachsen, Deckel aus kegelförmiger Basis lang und schief-pfriemenförmig, Sporen klein, Haube kappenförmig.

Die abgebildete *E. Poeppigii* ist brasilianisch.

Sehr groß ist die Familie der

Orthotrichaceae,

deren Arten meistens in der gemäßigten Zone vorkommen, aber ein ganzes Genus, nämlich *Macromitrium*, ist fast ganz auf die Tropen beschränkt. Die Einteilung der Familie in *Orthotricheae* und *Zygodonteae*, welche vielfach üblich ist und sich darauf gründet, daß bei den ersteren die Kapsel nicht faltig ist, während sie bei den letzteren Falten besitzt, ist für die europäischen Repräsentanten ganz nützlich, unbrauchbar aber, wie Brotherus nachwies, sobald man auch die außereuropäische Genera berücksichtigt.

Es sind Rinden-, bisweilen auch Felsenbewohner, welche meistens in polsterförmigen, unregelmäßig ausgebreiteten Rasen wachsen. Der Hauptstengel wächst aufrecht oder liegt darnieder und ist dann am Substrat angewurzelt. Die Zweige länger oder kürzer, aufrecht, an der Basis mehr oder weniger Rhizoide bildend, selten verfilzt. Der Stengel meistens kantig, selten rund, ohne Zentralstrang. Das Grundgewebe meistens dickwandig, stets ohne Außenrinde. Die Blätter in trocknem Zustande mehr oder weniger kraus bis spiralig gedreht, angedrückt, in feuchtem Zustand aufrecht, ausgebreitet bis zurückgebogen, gekielt, eilanzettförmig bis lanzettlich, selten zungenförmig, noch seltener haartragend, mit flachem oder eingerolltem Rande, meistens ganzrandig. Mittelrippe stets vollständig, oft als Stachelspitze austretend. Zellen fast gleichartig. Blattzellen klein, kräftig bis dickwandig, selten die Ränder der Blattbasis durch wasserhelle, dünnwandige Zellreihen gesäumt (*Macromitrium*). Gametöcien meist zweihäusig, selten einhäusig. Andröcien scheitelständig (auch wohl scheinbar axillar), knospenförmig, oder in der Form kleiner selbständiger Pflänzchen, also von Zwergmännchen (*Macromitrium*).

Paraphysen stets fadenförmig. Perichaetiumblätter wenig von den Laubblättern abweichend, größer oder kleiner. Kapsel meistens auf kurzer, glatter oder rauher, oft kantiger Seta oder ganz eingesenkt (*Desmotheca*). Kapsel stets aufrecht und regelmäßig, kurz ovoid bis zylindrisch, auch wohl fast kugelig, selten birnförmig, meistens glatt, selten gestreift. Hals meist deutlich, kürzer oder so lang wie die Urne, immer nach der Seta hin verschmälert, in trocknem Zustande meistens faltig. Ring meist bleibend, wenig differenziert. Deckel aus konvexer oder kegelförmiger Basis meistens gerade geschnäbelt. Haube kappenförmig, glatt oder kegel- bis glockenförmig, mit Längsstreifen, auch mützenförmig, nackt oder behaart. Peristom doppelt, meist scheinbar einfach, oder, indem das innere fehlt, rudimentär, bisweilen sogar beide fehlend. Das Endostom besteht entweder aus Cilien, welche mit den Zähnen des Exostoms alternieren, oder nur aus einer rudimentären Grundhaut.

Merkwürdig ist das Genus

Anoectangium (Fig. 218, II)

durch das Fehlen des Peristoms. Es zählt 45 Arten, welche an Felsen, selten am Boden wachsen und über die ganze Erde verbreitet sind; in Europa findet sich aber nur eine alpine Art:

Anoectangium compactum Schw. (Fig. 218, II).

Es ist ein freudiggrünes, zweihäusiges Moos mit brüchigen Stengeln, welche bis nahe an die Spitze rote Wurzelhaare tragen. Die Blätter aus

angedrückter Basis aufrecht abstehend; in trocknem Zustande spiralig gekrümmt, linear-lanzettlich, scharf gekielt, mit flachem, oft schwach papillös gezacktem Rande. Die fertilen Zweige basilar und klein, mit kleinen, bis zur Mitte scheidenförmigen Blättern. Die Seta 6—12 mm lang, strohgelb, rechtsgedreht. Kapsel verkehrt-eiförmig, kurzhalsig, dünn, blaßgrau, rotmündig, glatt, in leerem Zustande am Munde erweitert. Wächst an feuchten Schieferfelsen in subalpinen und alpinen Gegenden; der niedrigste Fundort befindet sich bei 800 m Seehöhe auf Gneis am Feldberg im Schwarzwald.

Das Genus

Orthotrichum

ist sehr umfangreich und umfaßt etwa 225 über die ganze Erde, jedoch meist in der gemäßigten Zone verbreitete Arten. In den Tropen fehlt es

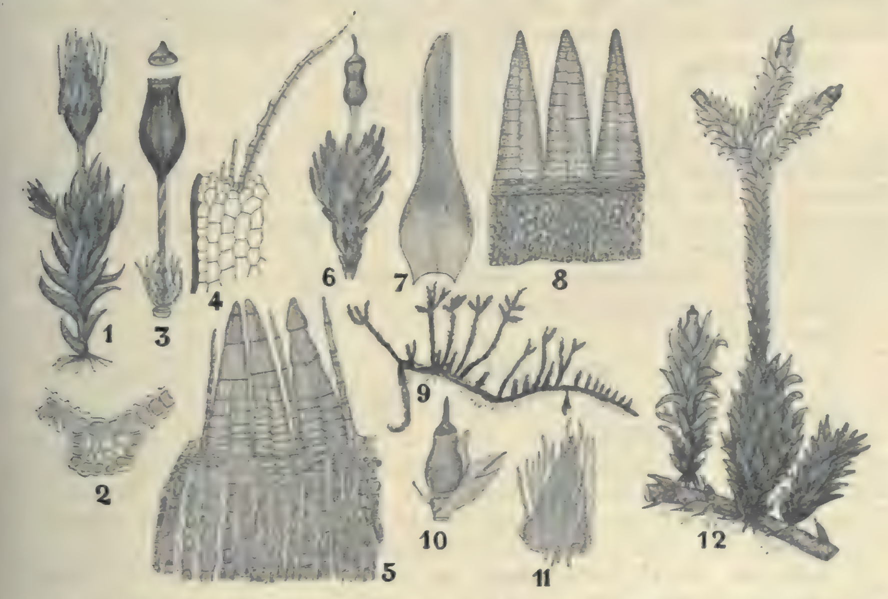


Fig. 219. I. Orthotrichum anomalum. 1 Habitus. 2 Blattquerschnitt. 3 Kapsel. 4, 5 Peristom. II. Orthotrichum crassifolium Hook. und Wilson, nach Brotherus. 6 Habitus. 7 Blatt. 8 Peristom. III. Desmotheca apiculata Lindb., nach Fleischer. 9 Habitus. 10 Kapsel. 11 Haube. 12 Fruchtast.

fast ganz. Es ist durch die kurze Seta charakterisiert, ferner durch die meistens gestreifte Kapsel, das meist doppelte Peristom, welches jedoch öfters einfach scheint, da das Endostom mit dem Exostom verklebt und durch die glockenförmige, faltige Haube verdickt ist. Das Genus verdankt seinen Namen den aufrechten Haaren der Calyptra.

Als Beispiel mag

Orthotrichum commune Beaur

= *Orth. anomalum* Hedw. dienen (Fig. 219, I). Es sind einhäusige Pflänzchen mit knospenförmigen, scheitelständigen Andröcien, welche jedoch schließlich grundständig am Fruchtast stehen, 2—4 Laubblättern und 4—5 spitzen Perichaetiumblättern, von denen die inneren keine

Mittelrippe haben. Sie bilden bis 2 cm hohe, grünlichbraune Rasen. Die Stengel sind büschelästig, dicht beblättert. Die Blätter steif und anliegend, krümmen sich bei feuchtem Wetter schnell zurück und stehen dann ab; sie sind 2—7 mm lang, länglich-lanzettlich mit nahe der Spitze eingerollten Rändern. Die Kapsel ist ziemlich langgestielt, lang bis zylindrisch, rötlichbraun, mit 16 Streifen. Die Haube gelbbraun, mit spärlichen, aufrechten Haaren. Der Deckel orange gesäumt, der Ring bleibend, die Stomata kryptopor. Das Peristom einfach, mit Vorperistom.

Es ist häufig auf frei im Felde liegenden Steinen und auf Mauern, weniger häufig auf Baumwurzeln und Baumstämmen.

Während diese Art ein einfaches Peristom mit Vorperistom hat, hat das ebenfalls europäische *Orthotrichum pulchellum* ein doppeltes Peristom, von dem das äußere orange, das innere gelb ist, und das merkwürdige *Orthotrichum crassifolium* der Kerguelen und von anderen antarktischen Inseln (Fig. 219, II) hat ein einfaches Peristom, ist aber besonders merkwürdig durch die zweischichtige Blattlamina.

Die Gattung

Desmotheca (Fig. 219, III)

ist durch die außerordentlich kurze Seta charakterisiert, weshalb die Kapsel zwischen die Blätter versenkt ist, und durch das Fehlen eines Peristoms. Die Haube wie bei *Macromitrium*. Es gibt etwa 5 nahe verwandte Arten, sämtlich an Bäumen im Malayischen Archipel und in Neu-Caledonien.

Die hier abgebildete *D. apiculata* ist in Java an Bäumen häufig und sowohl acro- wie pleurocarp.

Das Genus

Macromitrium (Fig. 177, II)

ist gekennzeichnet durch das Vorkommen von Zwergmännchen, welche unmittelbar aus den Sporen, nicht aus sekundärem Protonema entspringen. Wir haben dies früher schon besprochen und können auf das dort Gesagte verweisen. Es sind etwa 400 Arten aus den Tropen und Subtropen bekannt; sie kommen also in allen Weltteilen mit Ausnahme von Europa vor, und zwar fast ausschließlich an Bäumen.

Während die *Orthotrichaceen* wenigstens noch größtenteils acrocarp sind, ist die Familie der

Erpodiaceae

pleurocarp und wird meistens als der niedrigste Repräsentant der *Musci pleurocarpi* betrachtet. Es ist eine kleine, gut begrenzte Familie, welche in den wärmeren Teilen der Welt, aber sehr zerstreut und meistens spärlich vorkommt. Sie sind Rindenbewohner, wachsen aber auch wohl, aber nur selten, auf Felsen. Sie sind autöcisch, ohne Paraphysen in den Gametöcien. Die Andröcien sind klein, knospenförmig, axillär, die Gynöcien terminal, an aufrechten, sehr kurzen und schlanken oder verlängerten Seitenzweigen, von derselben Form wie die sterilen Sprosse. Sie wachsen meistens in glanzlosen, flachen Rasen. Der Stengel hat einen Zentralstrang, ist meistens unregelmäßig, selten fast fiederig verzweigt, ziemlich dicht beblättert und trägt am ganzen Stengel entlang spärliche Rhizoide, bildet aber keine Stolonen. Die Blätter in 4 bis mehr Zeilen, in trocknem Zustande sich dachziegelig deckend. Die Seta ist sehr kurz, der Fuß tief in das Gewebe der Moospflanze eingedrungen.

Die Kapsel aufrecht, regelmäßig, sehr dünnwandig, blaß, am Munde meistens rot. Stomata an der Kapselbasis phaneropor. Sporensack sehr zart, später resorbiert. Columella kurz und dick. Ring meistens vorhanden. Peristom meist fehlend, selten vorhanden und dann nur das Exostom. Von den 5 hierhergehörigen Gattungen will ich 2 besprechen, nämlich

Venturiella (Fig. 220, I),

welche durch radiäre Sprosse mit normalen Blättern und den Besitz eines Peristoms charakterisiert ist. Hierzu gehört nur eine Art, nämlich

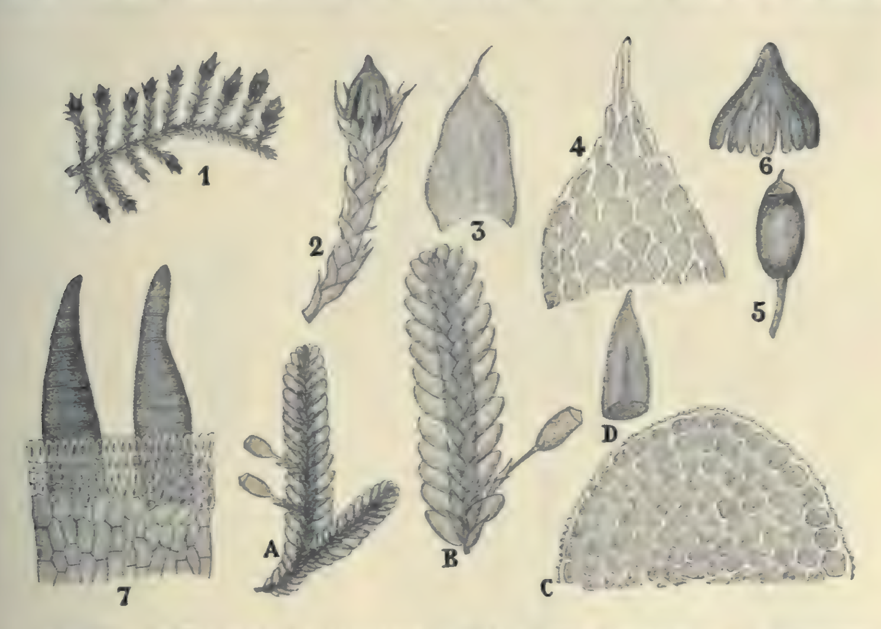


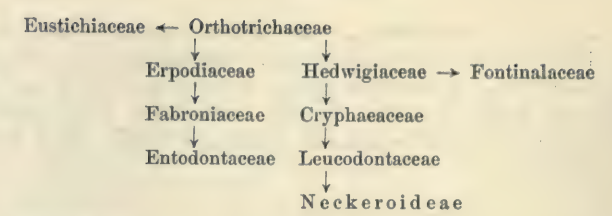
Fig. 220. I. Venturiella sinensis C. MÜLL., nach BROTHERUS. 1 Fruchtende Pflanze. 2 Fruchtender Sproß in trockenem Zustande. 3 Stengelblatt. 4 Blattspitze. 5 Kapsel. 6 Haube. 7 Peristom. II. Solmsie a paraguensis BROTH., nach BROTHERUS. A, B Fruchtende Pflanze. C Blattspitze. D Haube.

V. sinensis, welche an Pappeln und Akazien in China, Japan und Korea wächst, und

Solmsiella (Fig. 220, II),

charakterisiert durch den Besitz von plagiotropen Sprossen mit zwei Reihen von größeren dorsalen und zwei Reihen von kleineren ventralen Blättern und das Fehlen eines Peristoms.

Von diesem Genus sind 2 Arten bekannt, von denen die eine, *S. zeylanica*, auf Ceylon und Java, die andere, *S. paraguensis*, in Paraguay vorkommt; letztere ist hier abgebildet, beide Arten sind Baumbewohner. An die *Erpodiaceen* schließen wir vielleicht am besten die *Fabroniaceen* und an diese die *Entodontaceen* an, womit das Ende einer von den *Orthotrichaceen* ausgehenden Entwickelungsreihe erreicht ist. Eine andere geht von den *Orthotrichaceen* zu den *Neckeroideae*. Wir hätten also:



Die Familie der

Fabroniaceae

ist zumal in den wärmeren Zonen verbreitet, wo ihre Angehörigen auf Bäumen, nur selten auf Felsen wachsen. Ihr Peristom ist ein *Orthotrichum*-Peristom; mit den *Erpodiaceen* stimmen sie in der lockeren Zusammenfügung der Zellen im Stengel überein, sowie im Habitus, sind von diesen

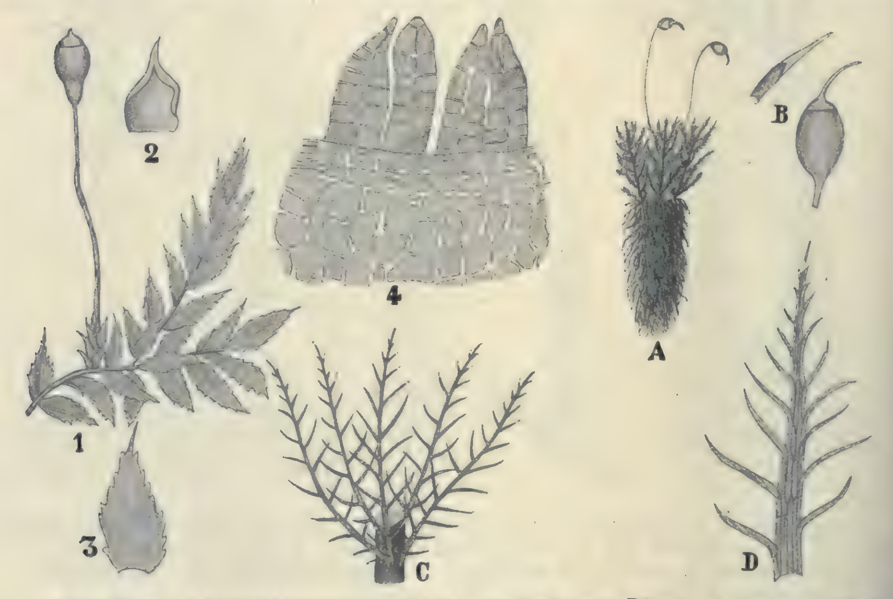


Fig. 221. I. Fabronia octoblepharis. 1 Fruchtende Pflanze. 2 Haube. 3 Blatt. 4 Peristom, nach LIMPRICHT. II. Fabr. sphaerocarpa DUSEN, nach BROTHERUS. A Habitus. B Kapsel und Haube. C Stengelstück mit Blättern. D Blatt.

aber dadurch verschieden, daß bei ihnen die Gynöcien an meistens wurzelnden Perichaetiumzweigen stehen, sowie durch den abweichenden Blattbau. So wie bei den *Orthotrichaceen*, ist das Peristom bei den *Fabroniaceen* sehr verschiedenartig.

Wir können drei Fälle unterscheiden:

a) Endostom fehlend, b) Exostom fehlend, c) Peristom doppelt.

Es ist nicht nötig, von jedem dieser Fälle ein Beispiel zu besprechen, ich beschränke mich auf den ersten Fall, zu dem die Gattung

Fabronia

gehört. Es sind autöcische, seidenglänzende, schlanke bis sehr schlanke Pflänzchen, nur mit Exostom, welches aus breiten und stumpfen Zähnen zusammengesetzt ist.

Die Stengel sind zum Teil stoloniform, meistens kriechend, die Zweige öfters dimorph, zum Teil als Stolonen, zum Teil als Laubsprosse entwickelt. Die Blätter sind meistens scharf gesägt, ja sie können sogar, z. B. bei *Fabronia sphaerocarpa*, mit sehr langen Cilien besetzt sein, welche dem Blatte ein fiederteiliges Aeußere verleihen. Diese *Fabronia sphaerocarpa* (Fig. 221, II), welche auf Baumfarnen in Kamerun wächst, ist übrigens noch interessant durch das völlige Fehlen des Peristoms. Den Blättern fehlt eine Mittelrippe. Die Kapsel ist hellbraun, ohne Ring.

Es sind 83 Arten bekannt, wovon 3 in Europa. Zu letzteren gehört auch die oben abgebildete *F. octoblepharis*, welche an geschützten Stellen in Spalten sonniger Felsen und Mauern in Tirol, Steiermark, Siebenbürgen, der Schweiz etc., von der Ebene bis in die warmen Alpentäler vorkommt.

Mit den *Fabroniaceen* stimmen die

Entodontaceen

durch den Besitz von Gynöcien am Ende wurzelnder Perichaetiumzweige überein. Auch ist bei ihnen das Peristom noch *Orthotrichum*-artig. Auch bei ihnen kriecht der Stengel und ist vielfach stoloniform, doch kommen ebenso wie bei voriger Familie noch aufrechtwachsende Formen vor. Während die *Fabroniaceen* keine Mittelrippe haben, ist hier eine solche, wenn auch zart und nie vollständig, vorhanden. Auch ist der Stengel nicht lockerzellig, sondern besitzt eine mehrschichtige, aus gelblichen, dickwandigen Zellen bestehende Außenschicht. Das Peristom ist meistens doppelt, bisweilen fehlt das Endostom. Die Zähne des Exostoms sind gelb bis purpurn. Es ist eine sehr große Familie, welche in den gemäßigten und wärmeren Teilen der Erde verbreitet ist, wo ihre Mitglieder meist auf Bäumen, seltener auf Felsen und sehr selten am Boden vorkommen.

Fig. 222. Clastobryum indicum, nach DOZY und MOLKENBOER. 1 Ast mit Brutkörpern. 2 Brutkörper. 3 Ast mit Antheridien. 4 Antheridien. 5 Paraphysen. 6 Archegonium. 7 Fruchtende Pflanze. 8 Kapsel.

Es ist unmöglich, hier sämtliche 19 Genera zu besprechen; ich beschränke mich auf zwei: *Clastobryum* und *Entodon*.

Clastobryum (Fig. 222, 223, I)

ist besonders merkwürdig durch den Besitz eigentümlicher fadenförmiger, rotbrauner Brutkörper, welche als sekundäres Protonema aufzufassen sind.

Es sind bloß 2 Arten bekannt, eine aus Sikkim und eine aus Borneo und Java. Die Brutkörper stehen auf dem Stengel in den Achseln der Blätter.

Solche Brutkörper kommen beim Genus

Entodon

nicht vor. Es ist dies eine große Gattung, die etwa 120 Arten umfaßt, welche meistens an Baumstämmen und kalkreichen Steinen in den gemäßigten und wärmeren Zonen der Erde vorkommen.

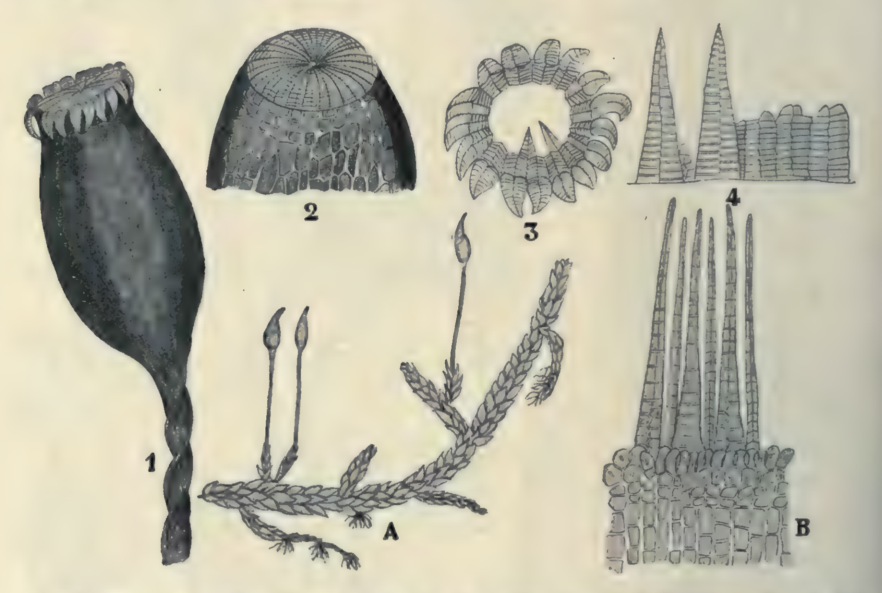


Fig. 223. I. Clastobryum indicum, nach DOZY und MOLKENBOER. 1—4 Peristom. II. Entodon cladorhizans C. MÜLL., nach LIMPRICHT. A Habitus. B Peristom.

Als Beispiel mag das europäische

Entodon cladorhizans C. MÜLL. (Fig. 223, II)

dienen. Es sind einhäusige Pflänzchen mit Gametöcien sowohl am Hauptstengel wie an den Seitenzweigen. Die Andröcien sind eiförmig, mit Hüllblättern, deren Spitzen nach unten gebogen sind, mit bis 12 blaßgelben Antheridien und zahlreichen hyalinen Paraphysen. Rasen locker, niedergedrückt, freudiggrün, an den Spitzen gelbgrün bis goldbraun, stark glänzend. Stengel plagiotrop, flach, mit büscheligen Wurzelhaaren und langen absteigenden Stolonen, unregelmäßig, fiederig verzweigt. Zweige 3—8 mm lang, schwach nach unten gebogen, zum Teil plagiotrop, kurz, dick und oft fertil, zum Teil stielrund, länger und dünner, stets steril, oft mit peitschenförmigen, wurzelnden Spitzen. Stengelblätter sich dachziegelig deckend. Mittelrippe doppelt, kurz. Seta

1 cm lang, gelbrot bis purpurn, rechtsgedreht. Kapsel aufrecht, rötlich, mehr oder weniger zylindrisch. Ring großzellig, sich ablösend. Peristom rotbraun mit schmalem gelben Saum.

Kommt auf Kalksteinen, Basalt, an Mauern und auch wohl, wenn auch selten, auf bemoosten Strohdächern in Süddeutschland, Tirol, der Schweiz etc. vor, steigt im Engadin bis 1500 m hinauf.

Die zweite Reihe, welche von den *Orthotrichaceen* ausgeht, führt zu den typisch pleurocarpen Moosen; sie verläuft über die *Hedwigiaceae* zu den *Cryphaeaceen*, welche mit den *Leucodonten* nahe verwandt sind, durch die der Anschluß an die *Neckeroideen*, die typischen *Pleurocarpen*, erreicht wird.

Fangen wir also mit den

Hedwigiaceen

an. Es sind autöcische oder diöcische, selten synöcische Pflanzen, mit acrocarpen und pleurocarpen Gametöcien. Die Andröcien bisweilen axillar, knospenförmig; in beiderlei Arten von Gametöcien lange, goldgelbe, fadenförmige Paraphysen. Meistens mehr oder weniger kräftige, starre Pflanzen, in losen oder dichten, oft großen glanzlosen Rasen. Stengel ohne Zentralstrang, unregelmäßig bis fiederig verzweigt, selten mit sehr langen, hängenden, doppelt bis dreifach gefiederten Zweigen; dicht und gleichmäßig beblättert, in den Blattachseln mit paraphysenartigen Haaren, später unterwärts nackt, nur an der Basis spärlich bewurzelt, bisweilen mit absteigenden, fadenförmigen Stolonen mit kleinen Blättern, welche entweder Seitenzweige des Stengels oder aber Enden steriler Zweige sein können. Blätter in 8 Zeilen, mehr oder weniger abstehend; in trocknem Zustande dachziegelig, breit, fest, hohl, ohne Mittelrippe, bisweilen längsfaltig, stets mit Papillen über dem Zelllumen. Lamina an der Basis gelbbraun, mit verdickten und getüpfelten Zellen, ungesäumt, mit mehrreihigen, kleinen und quadratischen Zellen in den Blattecken, oder gesäumt, mit scharf begrenzten, ausgehöhlten, gefärbten Blattflügeln, welche aus großen quadratisch-sechseckigen Zellen zusammengesetzt sind.

Die Blätter der Stolonen zurückgekrümmt, aus breiter Basis plötzlich lang und fast haarförmig zugespitzt. Seta sehr kurz bis mehr oder weniger verlängert, Fuß tief eingedrungen; die kurze Scheide mit goldgelben Haaren, welche sich größtenteils erst nach der Befruchtung entwickeln. Kapsel aufrecht, regelmäßig, kurz und dickhalsig. Phaneropore Stomata an der Basis der Kapsel. Peristom mit Ausnahme von *Cleistostoma* fehlend. Sporensack langgestielt, oberwärts mittels Längsbalken an die Kapselwand anstoßend; reichliches Assimilationsgewebe im Kapselhalse. Columella verschrumpfend. Sporen groß.

Folgende Unterfamilien können unterschieden werden:

I. Peristom vorhanden . . . . *Cleistostomeae*
II. Peristom fehlend.
  a) Blätter nicht gesäumt . . . . *Hedwigieae*
  b) Blätter gesäumt . . . . *Rhacocarpeae*

Zur Unterfamilie der

Hedwigieae

gehören autöcische, selten synöcische Pflanzen mit mehr oder weniger verlängerten, aber nicht hängenden, unregelmäßig verzweigten Stengeln. Blätter ungesäumt, ohne lockere, gefärbte, leere Flügelzellen. Kapsel

eingesenkt oder emporgehoben. Peristom fehlend. Haube kegel- bis mützenförmig oder kappenförmig.

Von den 4 hierher gehörigen Gattungen will ich hier

Hedwigia (Fig. 224, I)

besprechen. Sie umfaßt 1 oder vielleicht 3 sehr nahe verwandte Arten. *Hedwigia albicans* ist an Steinen und kalkfreien Felsen von der Ebene bis in die Berge Europas eines der häufigsten Moose. In den Alpen und im hohen Norden wird sie seltener, erstreckt sich hingegen südwärts über Algerien und Madeira bis Teneriffa und ist vielleicht über die ganze Welt verbreitet.

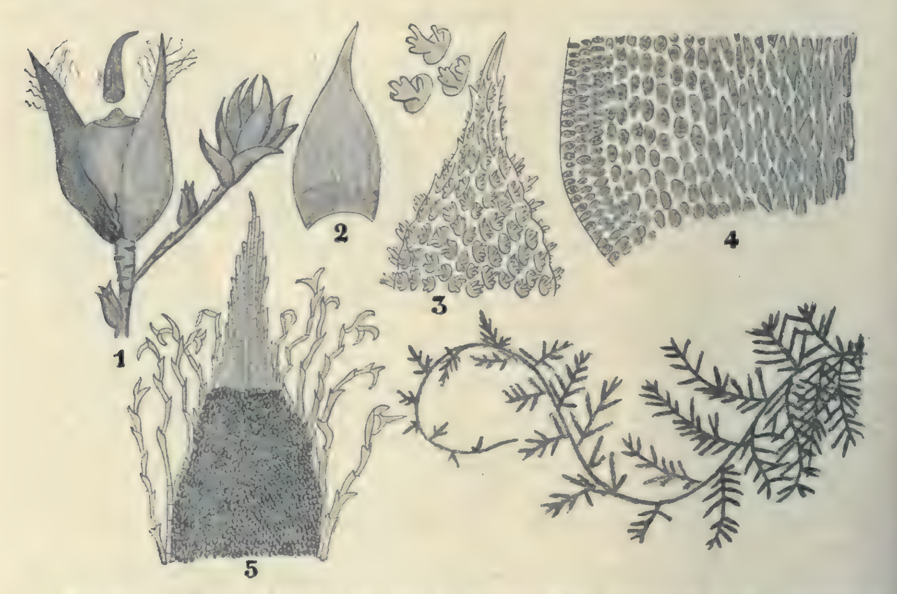


Fig. 224. I. Hedwigia albicans WEBER, nach LIMPRICHT und BROTHERUS. 1 Fruchtast. 2 Blatt. 3 Blattspitze. 4 Blattbasis. 5 Spitze eines Perichätialblattes. II. (rechts unten) Cleistostoma ambigua HOOKER. Habitus nach BROTHERUS.

Es sind autöcische Moose mit axillären Andröcien und acro- und pleurocarpen Gynöcien; in lockerrasigen, blaßgrünen, trocken bläulichgrünen bis weißlichen Gruppen wachsend. Die Perichaetiumblätter sind durch den Besitz langer Cilien charakterisiert. Die Lamina der Laubblätter trägt beiderseits über den Zellräumen zwei- bis mehrspitzige Papillen. Die Seta ist sehr kurz, gelb, am oberen Ende am dicksten. Die Kapsel ist blaßbraun, mit rotem Munde, die Sporen sind gelb. Der Deckel rot, die Haube klein.

Die Unterfamilie der

Cleistostomeae (Fig. 224, II; Fig. 225, I)

umfaßt diöcische Pflanzen. Die Stengel tragen sehr lange, hängende, doppelte bis dreifach gefiederte Zweige. Blätter ungesäumt. Zellen der Blattecken in mehreren Reihen, klein, quadratisch, leer, braungelb. Die Kapsel eingesenkt, glatt. Exostom allein vorhanden. Haube unbe-

kannt. Sporen dimorph, teils klein, rund, rostfarbig, teils groß, papillös, stumpfkegelförmig. Vermutlich sind letztere Keimungsstadien, welche noch innerhalb der Kapsel entstehen. Zu dieser Unterfamilie gehört nur eine Art: *Cleistostoma ambigua* von Bäumen in Britisch-Indien.

Die Unterfamilie der

Rhacocarpeae

umfaßt ebenfalls diöcische Pflanzen.

Die Stengel sind mehr oder weniger verlängert, hängen aber nicht. Sie sind unregelmäßig bis fast gefiedert verzweigt; die Blätter gesäumt, die Zellen des Saumes gestreckt, glatt. Die Blattflügel ausgehöhlt, gefärbt, die Flügelzellen quadratisch bis sechseckig, leer. Die Kapsel

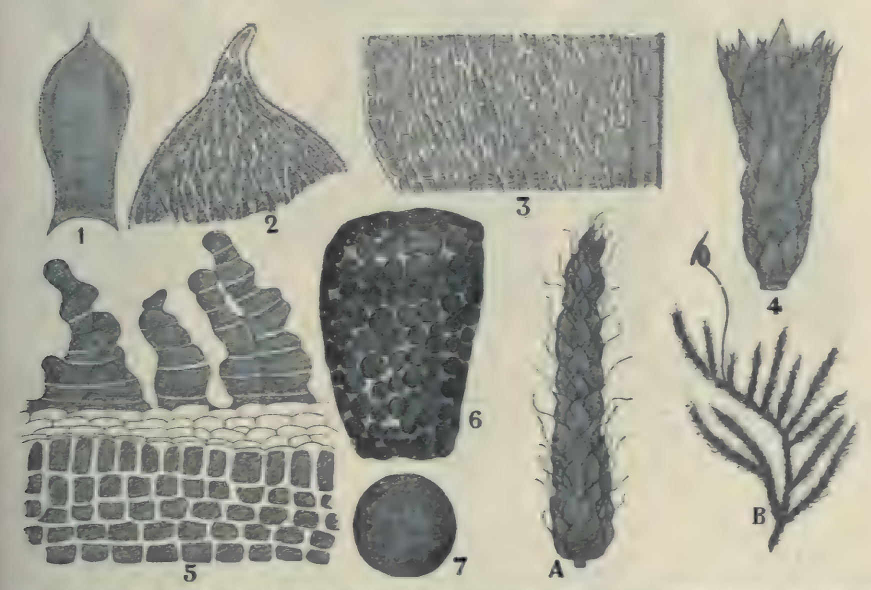


Fig. 225. I. Cleistostoma ambigua HOOKER, nach BROTHERUS. 1 Blatt. 2 Blattspitze. 3 Blattbasis. 4 Fruchtast. 5 Peristom. 6, 7 Sporen. II. Rhacocarpus australis HMPE., nach BROTHERUS. A Aestchen. B Fruchtende Pflanze.

emporgehoben, in trocknem Zustande faltig. Peristom fehlt, Haube kappenförmig. Es gibt nur ein Genus,

Rhacocarpus (Fig. 225, II; Fig. 226)

mit etwa 20 Arten, welche an Steinen in Bächen und in kleinen stehenden Gewässern, auch in Moorstichen, fast ausschließlich auf der südlichen Halbkugel vorkommen und nur selten fruktifizieren.

Abgebildet sind *Rhacocarpus australis* aus Australien und *R. inermis* aus Brasilien. Zumal letztgenannte Art bildet durch die Struktur ihrer Blattflügel den Uebergang zur Familie der

Fontinalaceae,

einer Familie von ebenfalls aquatischen Moosen, welche aber fast ausschließlich die gemäßigten und kälteren Gegenden der nördlichen Halbkugel bewohnen.

Wir können hier 2 Unterfamilien unterscheiden, und zwar:

I. Mittelrippe fehlend, sehr selten eine kurze vorhanden . *Fontinaleae*
II. Mittelrippe stets vorhanden, vollkommen oder unvollkommen . . . . *Dichelymeae*

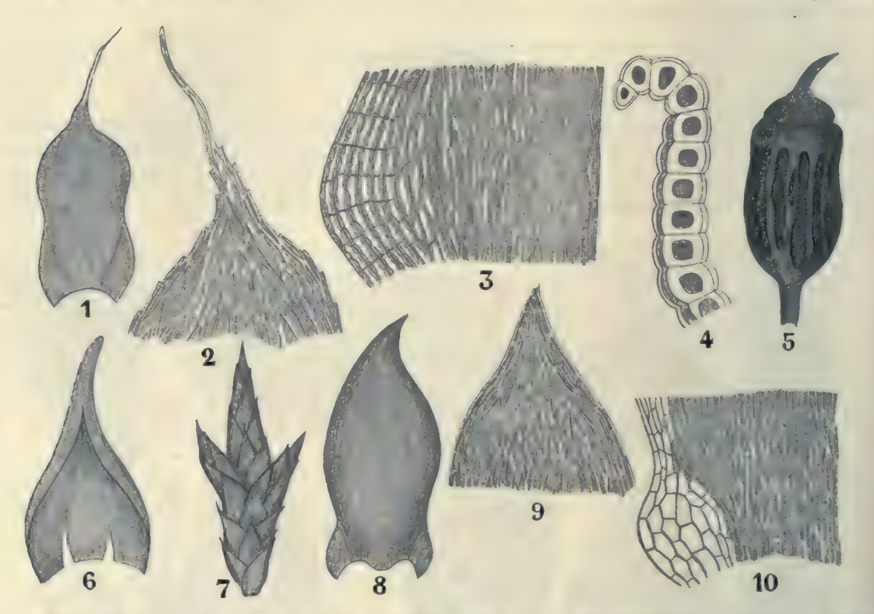


Fig. 226. I. Rhacocarpus australis HMPE., nach BROTHERUS. 1 Blatt. 2 Blattspitze. 3 Blattbasis. 4 Blattquerschnitt. 5 Kapsel. 6 Haube. II. Rh. inermis C. MÜLL. 7 Ast. 8 Astblatt. 9 Blattspitze. 10 Blattbasis.

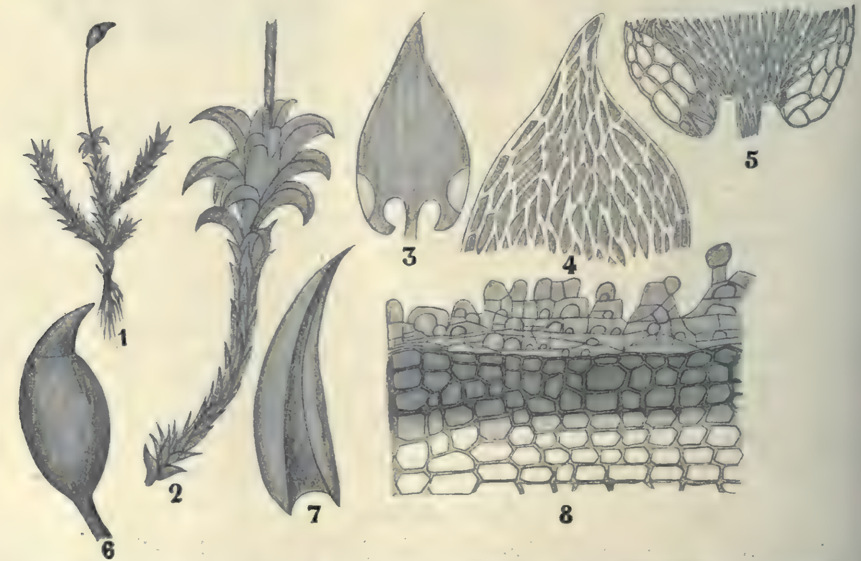


Fig. 227. Wardia hygrometrica HARVEY, nach BROTHERUS. 1 Habitus. 2 Fruchtast. 3 Stengelblatt. 4 Blattspitze. 5 Blattbasis. 6 Kapsel. 7 Haube. 8 Peristom.

Zur Unterfamilie der

Fontinaleae

gehört unter anderen die Gattung

Wardia (Fig. 227).

Sie enthält nur eine Art, *W. hygrometrica*, welche in etwa 1 cm hohen Räschen auf Steinen in Bächen im Kaplande wächst. Die Stengel sind fünfzeilig beblättert und wachsen aufrecht. Das Peristom ist rudimentär.



Fig. 228. I. Fontinalis antipyretica, nach LIMPRICHT. 1 Fruchtende Pflanze. 2 Perichätialast mit Kapsel und Haube. 3 Teil eines Laubsprosses. II. Dichylema falcatum HEDW., nach LIMPRICHT und BROTHERUS. A Gipfelteil einer fruchtenden Pflanze. B, C Kapsel. D Blattbasis. E Peristom. F Blattspitze.

Sehr verschieden von dieser Gattung ist

Fontinalis (Fig. 228, I),

von welcher die auch bei uns häufige *Fontinalis antipyretica* als Beispiel dienen mag. Diese hat oft $^1/_2$ m, sogar bis 70 cm lange Stengel, welche im Wasser untergetaucht oder auch wohl flutend leben und nur 3 Zeilen von Blättern tragen. Das Endostom ist netzartig durchbrochen und bildet einen vorzüglichen Streuapparat (Fig. 157, 8). Die Blätter sind schwarzgrün, die Perichaetiumblätter braun, die Seta kurz, das Endostom trüb purpurfarbig, das Endostom blutrot.

Das Genus

Dichylema (Fig. 228, II)

ist ebenfalls dreizeilig beblättert; die Spitzen der Zweige sind hier aber hakenförmig gekrümmt, die Blätter meistens einseitswendig, sichelförmig. Es ist eine vollständige Mittelrippe vorhanden, die Pflanzen sind grün

bis goldbraun, unten schwärzlich, glänzend. Die Zellen der Blättchen sind nicht erweitert. Die inneren Perichaetiumblätter sind sehr lang, röhrig, infolge spiraliger Rechtsdrehung um die Seta gewunden und besitzen keine Mittelrippe. Die Seta ist lang, das Peristom doppelt, das Exostom am kürzesten. Bei gewissen Arten, wie bei dem abgebildeten *D. falcatum*, aus den Strömen der Ebene und des Gebirges von Finnland, Island, Deutschland, Sibirien und Nordamerika, ist das Endostom dem von *Fontinalis* sehr ähnlich, bei anderen Arten aber hängen die Zähne des Endostoms bloß an ihren Spitzen durch Querwände zusammen.

Wenn wir die *Fontinalaceen* als einen an die *Hedwigiaceen*-Unterfamilie der *Rhacocarpeae* anschließenden aquatischen Seitenzweig dieser *Hedwigiaceae* betrachten, können wir die Familie der

Cryphaeaceae

wieder direkt an die *Hedwigiaceen* anschließen. Diese sind autöcische Moose. Die Andröcien sind knospenförmig, lateral inseriert und haben dünne stumpfe Perichaetiumblätter ohne Mittelrippe. Die Gynöcien stehen am Ende kurzer Perichätialzweige. Beiderlei Gametöcien an sekundären Sprossen. Paraphysen stets fadenförmig. Es sind schlanke bis kräftige, meistens starre, lockerrasige, glanzlose oder selten schwach glänzende Pflanzen. Der Hauptstengel kriecht, ist stoloniform, spärlich bewurzelt, und stets steril; die sekundären Sprosse ohne Zentralstrang, bisweilen mit axillären Paraphyllien, mehr oder weniger verlängert, aufrecht oder aufsteigend, selten hängend oder flutend, nicht wurzelhaarig, unregelmäßig oder bisweilen fast fiederartig verzweigt. Die Zweige radiär beblättert, ohne Flagellen. Die Blätter dicht gedrängt, in trocknem Zustande meistens dachziegelig sich deckend, in feuchtem mehr oder weniger abstehend, hohl, meist ohne Falten, symmetrisch, aus eiförmiger Basis kurz oder lang zugespitzt, ungesäumt. Mittelrippe einfach; Zellen parenchymatisch, meistens mehr oder weniger verdickt und glatt, selten fein papillös, nach den Rändern der Blattbasis hin in schiefen Zeilen. Seta sehr kurz, aufrecht. Kapsel gänzlich zwischen den Blättern versteckt, Ring sich abrollend; Peristom meistens doppelt. Die 16 Zähne des Exostoms kaum hygroskopisch, blaß oder gelblich; die des Endostoms fadenförmig oder schmal pfriemenförmig. Die *Cryphaeaceen* sind in den gemäßigten und wärmeren Teilen der Erde verbreitet, meist an Baumstämmen und Zweigen, bisweilen an Steinen und Felsen vorkommend.

Sie enthalten 6 Genera, von denen ich

Cryphaea (Fig. 229, I)

behandeln will.

Das Genus ist durch die sehr kurzen Perichaetiumblätter, durch das doppelte Peristom und durch die aufrechten oder aufsteigenden sekundären Stengel charakterisiert. Es enthält 54 Arten, von denen 43 in Amerika und 2 in Europa vorkommen. Eine der letzteren, *C. heteromalla*, ist hier abgebildet; sie ist gelb bis bräunlich grün, mit grüngelber, schließlich rötlicher Kapsel mit orangefarbenem bis rostrotem Deckel und blassen Peristomzähnen. Sie wächst an Stämmen und Zweigen alter Weiden, Pappeln etc. und ist in unserem Lande nicht selten.

Auch bei dieser Familie gibt es aquatische Formen, als Beispiel ist in Fig. 229, II *Cryphidium Mülleri* aus Bächen von Ostaustralien,

wo sie an Baumwurzeln wächst, abgebildet. Sie ist gelbgrün, mit hellbrauner Kapsel und gelblichem Peristom. An die *Cryphaeaceen* können wir direkt die Familie der

Leucodontaceen

anschließen, welche sehr nahe mit ihr verwandt ist. Es sind diöcische, selten autöcische Pflanzen. Die knospenförmigen Andröcien stehen axillär, die Gynöcien terminal an kurzen, nicht wurzelnden Perichaetiumzweigen; beiderlei Gametöcien, wie bei den *Cryphaeaceen*, an sekundären Sprossen; auch hier sind die Paraphysen fadenförmig. Es sind mehr oder weniger kräftige, starre, lockerrasige, glänzende, selten glanzlose Pflanzen. Der Hauptstengel kriecht, ist verzweigt, stoloniform, spärlich

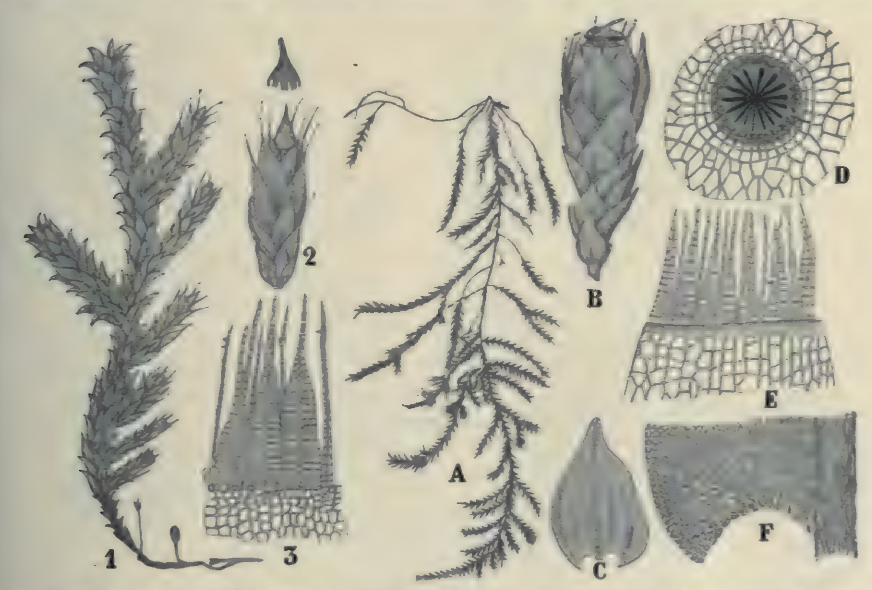


Fig. 229. I. Cryphaea heteromalla, nach LIMPRICHT. 1 Fruchtende Pflanze. 2 Fruchtast. 3 Peristom. II. Cryphidium Mülleri HMPE. A Fruchtende Pflanze. B Fruchtast. C Stengelblatt. D, E Peristom. F Blattbasis, nach PARIS.

wurzelnd, selten rhizomartig, braunfilzig und trägt zahlreiche, aufrechte oder bogenförmig aufsteigende, selten hängende, nicht wurzelnde, radiär beblätterte Zweige. Paraphyllien fehlen meistens, sind sie aber vorhanden, so sind sie zahlreich. Die Blätter sind vielreihig, oft längsgefaltet, eiförmig oder lanzettförmig, kurz oder etwas länger zugespitzt, ungesäumt. Die Mittelrippe doppelt oder einfach, bisweilen fehlend. Die Zellen dickwandig, meistens glatt, im oberen Teile des Blattes meist rhombisch, an der Basis der Mittelrippe entlang verlängert, nach den Rändern der Blattbasis hin in schiefen Reihen und quadratisch abgerundet.

Die inneren Perichaetiumblätter scheidig, verlängert. Seta sehr kurz bis verlängert. Kapsel aufrecht, regelmäßig, oval oder länglich eiförmig bis zylindrisch, dick- oder dünnwandig, meistens ohne Stomata und dann der Sporensack nicht von einem Luftraum umgeben. Der Ring meistens differenziert, Peristom doppelt. Exostom weiß oder gelb-

lich, mit lanzettförmigen oder fast pfriemenförmigen Zähnen. Das Exostom meist zu einer Basilarmembran reduziert.

Die *Leucodontaceen* sind hauptsächlich in den gemäßigten Zonen der Erde an Felsen und Bäumen verbreitet.

Von den 11 Gattungen will ich hier 3 behandeln, welche sich in folgender Weise unterscheiden lassen.

I. Paraphyllien fehlend,
  a) Blätter ohne Mittelrippe, längsfaltig mit flachem Rande . . . . *Leucodon*
  b) Blätter oft mit Mittelrippe, mit eingerolltem Rande *Antitrichia*
II. Paraphyllien vorhanden . . . . *Alsia*

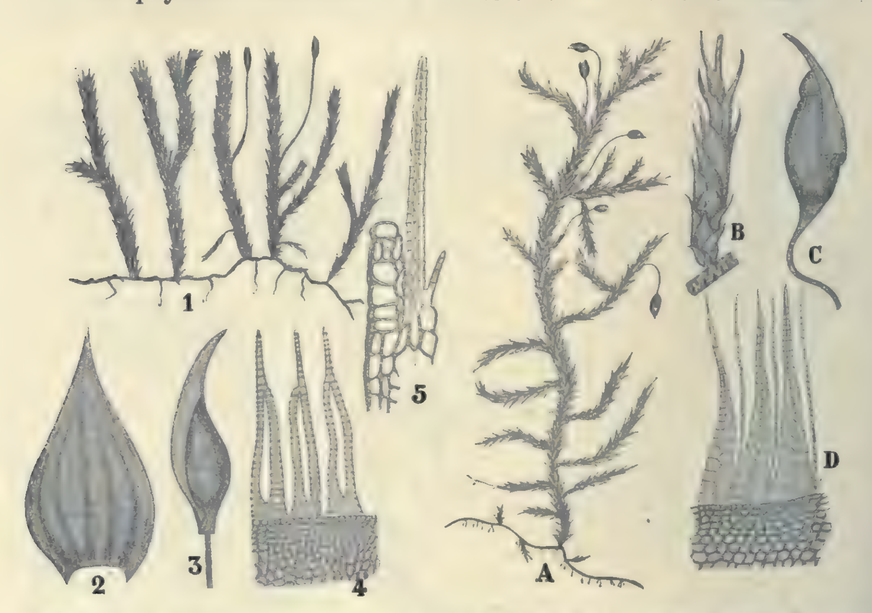


Fig. 230. I. Leucodon sciuroides, nach LIMPRICHT. 1 Habitus. 2 Blatt. 3 Kapsel. 4, 5 Peristom. II. Antitrichia curtipendula, nach LIMPRICHT. A Fruchtende Pflanze. B Fruchtast. C Kapsel. D Peristom.

Als Beispiel der Gattung *Leucodon* mag

Leucodon sciuroides (Fig. 230, I)

besprochen werden, eine auch bei uns häufige Art. Es sind zweihäusige Pflanzen, die in ausgedehnten, lockeren, schmutziggrünen bis braungrünen Rasen vorkommen und oft durch zahlreiche Brutzellen ein pulverig bestäubtes Aeußere haben oder durch achselständige Kurztriebe struppig sind. Die sekundären Stengel aufrecht oder aufsteigend, meistens alle gleichlang, bis 5 cm lang, hie und da verzweigt oder unverzweigt, selten gefiedert und peitschenförmig verlängert, an der Basis bisweilen mit absteigenden, kleinblätterigen Stolonen. Die Blätter dichtgedrängt, abstehend, in trocknem Zustande dachziegelig, oft einseitswendig, herzförmig, scharf zugespitzt, hohl mit 4 bis 6 tiefen Längsgruben, flachrandig und ganz, an der Basis braungelb und zwei- bis dreischichtig, ohne Mittelrippe. Innere Perichaetiumblätter etwa zweimal so lang wie die

Laubblätter, oft an der Spitze fein gesägt, nicht grubig. Seta etwa 1 cm lang, gerade, gelbrot, unten links-, oben rechtsgedreht. Kapsel aufrecht, walzenförmig, hellbraun, schließlich rotbraun. Haube weißlich oder strohgelb, an der Spitze bräunlich. Ring sich abrollend, zweizeilig. Mündung rot. Stomata fehlen. Peristom doppelt, Exostom kaum hygroskopisch, weißlich oder blaßgelb, Endostom zu einer niedrigen Basilarmembran reduziert.

Als Beispiel der Gattung *Antitrichia* mag

Antitrichia curtipendula (Fig. 230, II)

gelten, eine Art, welche an Waldbäumen, zumal an Buchen und Eichen, an überschatteten Steinen und Felsen allerlei Art in West- und Mitteleuropa von der Ebene bis zur Baumgrenze häufig ist und vielfach fruktifiziert. Die Zeichnung gibt die Details wohl genügend wieder, es sei nur noch darauf hingewiesen, daß die Pflänzchen in seideartig glänzenden Rasen vorkommen, daß außer einer Mittelrippe in der Nähe der Blattbasis ein bis zwei schwächere kurze Nerven vorkommen, daß die Seta purpurfarbig, die Kapsel rotbraun und das Peristom gelblich ist.

Zu der Gruppe mit Paraphyllien gehört



Fig. 231. Alsia californica HOOK. et ARN., nach SULLIVANT. 1 Habitus. 2, 6 Peristom. 3—5 Paraphyllien.

Alsia californica,

die einzige Art dieses Genus. Sie ist diöcisch. Die Andröcien sind dick, knospenförmig, sehr zahlreich an den sekundären Sprossen und deren Zweigen, mit zahlreichen Paraphysen. Die Pflanzen sind ziemlich kräftig, lockerrasig, grün bis gelbgrün oder bräunlichgrün, schwachglänzend. Der Hauptstengel kriecht, ist mehr oder weniger verlängert und wurzelt spärlich. Die sekundären Stengel aufrecht oder aufsteigend, dicht beblättert, mehr oder weniger fiederig, die Zweige bisweilen peitschenförmig verschmälert. Paraphyllien zahlreich, tief eingeschnitten. Mittelrippe einfach, schmal, etwa in der Blattmitte aufhörend. Seta $\pm$ 5 mm lang, gelbrot; Kapsel gelbbraun, Exostom gelblich, Endostom fast weiß. An Bäumen auf Vancouver-Island, in Washington und in Kalifornien vorkommend.

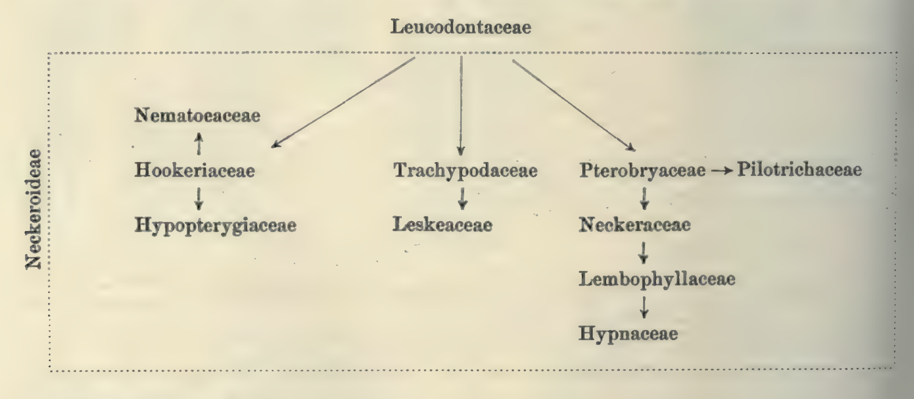
Vierundzwanzigste Vorlesung.

Schizodonten.

Diplolepideae.

Metacranaceales. — Neckeroideae.

Die *Neckeroideen* sind der Hauptsache nach die früher die Gruppe der *Pleurocarpi* bildenden Moose. Vor kurzem hat FLEISCHER (Hedwigia 1906) diese Gruppe in eine Anzahl zum Teil neuer Familien zerlegt. Von den den *Bryoideen* angehörigen *Leucodontaceen* ausgehend, können wir 3 Entwickelungsreihen annehmen, welche zusammen die *Neckeroideen* bilden. Die eine endet in den *Hypopterigiaceen*, die andere in den *Leskeaceen* und die dritte in den *Hypnaceen* etwa in folgender Weise:



Die Familie der

Hookeriaceae

umfaßt Pflanzen, deren Andröcien, mit Ausnahme von *Eriopus* pr. p., den Gynöcien gleichen. Sie sind nämlich knospenförmig, stengel- oder astständig, armblätterig, mit fadenförmigen Paraphysen, bisweilen letztere aber mit angeschwollener Endzelle. Die Gynöcien an sehr kurzen, wurzelnden Perichaetiumzweigen. Es sind schlanke bis kräftige, meistens weiche, locker- oder dichtrasige, auch wohl herdenweise wachsende, glänzende

oder glanzlose, meist scheinbar zweizeilig beblätterte Pflanzen. Der Stengelquerschnitt ist rund oder oval, meistens ohne Zentralstrang, mit hyalinem oder gefärbtem sehr lockerzelligem Grundgewebe, die peripheren Schichten bisweilen mit etwas verdickten Zellwänden, aber nie stereïd oder substereïd. Der Stengel kriechend oder aufrecht, mehr oder weniger wurzelhaarig, zerstreut bis fiederig verzweigt, ohne Paraphyllien oder Stolonen. Blätter vier- bis achtreihig, meistens mehr oder weniger unsymmetrisch, bisweilen radiär, meistens aber scheinbar zweizeilig. Mittelrippe doppelt, einfach oder fehlend, aus homogenen Zellen gebildet. Zellen meistens parenchymatisch, glatt oder papillös, an der Insertion des Blattes oft gefärbt, in den Blattecken nicht differenziert. Seta mehr oder weniger verlängert, aufrecht, glatt oder papillös bis stachelig. Kapsel meist geneigt bis horizontal, gewöhnlich regelmäßig. Peristom doppelt. Zähne des Exostoms gelb bis gelbrot oder purpurfarbig, linear-lanzettlich, meistens pfriemenförmig zugespitzt. Endostom mit kielfaltiger, meist hoher Basilarmembran und gekielten Zähnen, etwa so lang wie das Exostom. Haube kegel- bis mützenförmig gefranzt oder an der Basis lappig.

Diese sehr artenreiche Familie kommt fast ausschließlich in den wärmeren Zonen der Erde vor, wo die Pflanzen meistens auf Baumrinde, an Zweigen oder faulendem Holze wachsen, bisweilen auch am Boden oder an Felsen.

Zu ihr gehören etwa 26 Genera; ich werde hier nur einige interessante Beispiele besprechen.

Die Gattung

Hookeria

enthält etwa 35 Arten, von denen ungefähr 30 in Australien vorkommen und nur eine, *H. lucens*, sich in Europa findet, auch sind ein paar Arten aus Asien und Amerika bekannt geworden. Es sind komplanate Formen, deren Blattstellung $^3/_8$ ist, deren Blätter aber durch Verschiebung zweizeilig werden.

Diese Verschiebung fängt schon sehr frühzeitig an, wie Göbel nachwies; die an der Ober- und Unterseite des Stämmchens in der Mediane stehenden Blätter werden dabei nicht oder nur sehr wenig verschoben und stehen also schief auf der Längsachse; die auf den Flanken inserierten Blätter verschieben sich aber so stark, daß der größere Teil der Blattfläche schließlich der Stengelachse parallel verläuft. Offenbar wird dies durch die Einwirkung des Lichtes verursacht, aber die Sache ist anscheinend ziemlich stark erblich fixiert, denn erst nach vieler Mühe gelang es Göbel, durch Kultur bei geringer Lichtintensität kleinblätterige isophylle Pflänzchen zu erzielen.

Viele *Hookerien* sind so flach, daß Göbel im Walde sich erst durch genaue Betrachtung davon überzeugen konnte, daß er es nicht, wie er anfänglich meinte, mit thallösen Lebermoosen zu tun hatte, so schön schlossen öfters die großen Seitenblätter zusammen.

Eine Eigentümlichkeit von *Hookeria* ist der Umstand, daß von der Vaginula ausgehende Haare an der Seta emporwachsen (Fig. 232, 6, 7); vermutlich wird diese Haarbildung durch die an der Vaginula herrschende Feuchtigkeit begünstigt.

Bei in München kultivierten neuseeländischen *Hookeria*-Arten wurden oft Brutkörper angetroffen, und zwar auf den Blättern (Fig. 232, 4). Sie entstehen aus Initialen, welche meistens in Gruppen vereinigt am Blatt-

rande liegen, und sind zweifellos als sekundäres Protonema zu betrachten. In typischen Fällen wachsen diese Initialen zu kurzen, mit Reservestoffen gefüllten Zellreihen aus, die sich meist eben über der Blattfläche verzweigen, wodurch ein ankerähnliches Organ entsteht (Fig. 232, 5). Aehnliche ankerförmige Brutkörper finden wir bei den mit den *Hookeriaceen* verwandten *Nematocaceae*; auch bei der *Hookeriacee*: *Eriopus remotifolius* werden sie angetroffen. sonst aber bei keinem anderen Moose, so daß auch dieser Umstand für FLEISCHERS Meinung spricht, daß die *Nematocaceae* als Verwandte der *Hookeriaceen* zu betrachten sind. Die Brutkörper keimen meistens so, daß ihre Endzellen zu Protonemafäden auswachsen. Wird dies aber verhindert, so sind auch die übrigen Zellen dazu imstande.

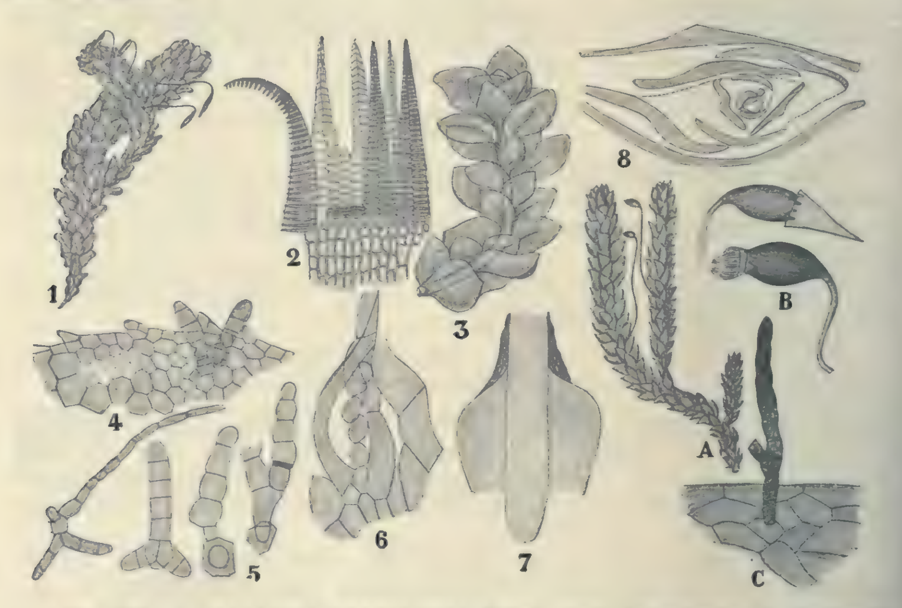


Fig. 232. I. Hookeria quadrifaria HOOK., nach BROTHERUS. 1 Fruchtende Pflanze. 2 Peristom. 3 Steriler Ast. 4 Blattstück nahe dem Rande von der Fläche gesehen, mit Brutknospen; die meisten Initialen haben ihre Brutknospen schon verloren, die Ansatzstellen sind weiß gehalten, zwei sitzen noch an. 5 Brutknospen in verschiedenen Stadien der Entwickelung und der Keimung. 6, 7 Rhizoidbildung aus der Vaginula. 6 Teil eines Längsschnittes, stark vergrößert. 8 Querschnitt durch den Stammesscheitel, 3—8 nach GÖBEL. II. Hookeria lucens L., A, B nach LIMPRICHT, C nach GÖBEL. A Fruchtende Pflanze. B Kapsel. C Blattstück, an welchem sich aus einer Initiale Brutknospen bildendes Protonema entwickelt.

Die einzige europäische Art, *Hookeria lucens* (Fig. 232, II), welche z. B. im Harze wächst, bildet in der Natur keine Brutknospen, wohl aber konnte CORRENS nachweisen, daß bei ihr im Blatte vorhandene Initialen bisweilen zu Protonema auswachsen können. GÖBEL meinte nun die Hypothese aufwerfen zu dürfen, daß die Initialen in den Blättern von *Hookeria lucens* meistens latent bleibende Brutknospeninitialen sind, und er konnte dies insoweit beweisen, als er diese Initialen unter besonderen Bedingungen zu Protonema auswachsen lassen konnte (Fig. 232, C). Eine *Hookeria*-Brutknospe ist also nichts als etwas modifiziertes sekundäres Protonema.

Das interessanteste *Hookeriaceen*-Genus ist zweifellos

Eriopus,

da es das einzige Moos ist, dessen 2x-Generation normal Rhizoide bildet, und, theoretisch gesprochen, also unabhängig von der x-Generation werden könnte.

Zu diesem Genus gehören Pflanzen von dem Habitus einer *Hookeria*, die sich jedoch durch den Besitz von Zwergmännchen, sowie durch Blätter mit Mittelrippe von *Hookeria* unterscheiden.

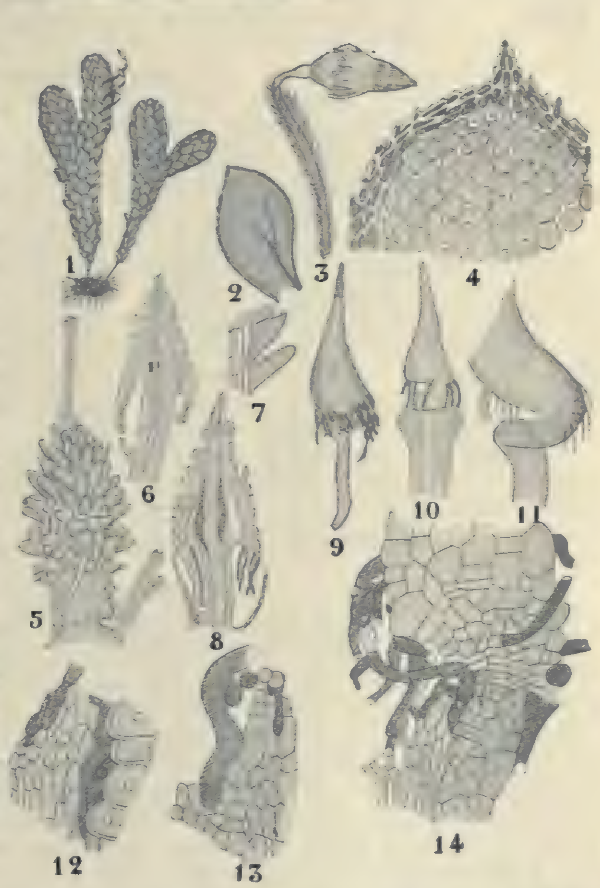


Fig. 233. Eriopus cristatus HEDW., 1—4 nach BROTHERUS, die übrigen nach GÖBEL. 1 Habitus. 2 Blatt. 3 Kapsel. 4 Blattspitze. 5 Befruchtetes Archegonium von außen, es ist mit breiten Papillen bedeckt. 6 Längsschnitt eines älteren Stadiums, der Embryo ist noch gerade, hat aber etwa in seiner Mitte Rhizoide entwickelt. 7 Längsschnitt durch den oberen Teil der Calyptra. 8 Längsschnitt eines älteren Stadiums, an der Basis der Calyptra haben sich lange Haare entwickelt, der Embryo fängt an sich zu krümmen. 9—11 Freipräparierte Embryonen (10 steckt mit dem Fuße noch in der Vaginula), bei Fig. 9 ist die schraffierte Spitze der Kapselteil, das untere zylindrische Stück der Fuß, das dazwischen gelegene Stück die Seta, an deren Basis sich Rhizoide entwickeln. 12 Längsschnitt durch die Vaginula und den äußeren Teil des Fußes (letzterer leicht kenntlich an den großen Zellen, deren Protoplasmainhalt durch Punktierung angedeutet ist), die Rhizoide schraffiert. 13, 14 Aehnliche Stadien wie 12. Fig. 14 stellt einen nicht medianen Längsschnitt dar, die Rhizoide sind schraffiert, der Fuß ist punktiert.

Betrachten wir einmal den von GÖBEL untersuchten australischen

Eriopus cristatus (Fig. 233).

Die Gattung verdankt ihren Namen dem Umstande, daß die Calyptra an der Basis mit langen einzelligen Haaren versehen ist, welche wohl als Protonemafäden zu betrachten sind. GÖBEL konnte nun zunächst nachweisen, daß die junge Calyptra, welche das vor kurzem befruchtete Archegon umschließt, ganz mit solchen Papillen besetzt ist (Fig. 233, 5). Die Haare an der Basis sind nichts anderes als solche verlängerte Papillen, welche nicht, wie die auf der jungen Calyptra, negativ, sondern positiv geotropisch sind (Fig. 233, 7).

Am interessantesten ist aber der Umstand, daß das junge Sporogon schon sehr frühzeitig Rhizoide bildet (Fig. 233, 9). Das Sporogon ist während seiner Entwickelung sehr eigentümlichen Formveränderungen unterworfen, wie solche bei keinem anderen Moose bekannt sind.

Präpariert man einen ziemlich jungen Embryo aus der Calyptra heraus, so erhält man einen Körper wie Fig. 233, 9, dessen oberer Teil auf den ersten Blick die Kapsel eines ziemlich alten Moosembryos zu sein scheint, und dessen unteren Teil man für die Seta halten würde; in der Tat aber stellt der untere Teil den hier sehr langen Fuß dar, welcher aus sehr charakteristischen großkernigen Zellen aufgebaut ist.

Die darüber befindliche Seta besteht aus drei Teilen, nämlich:

a) aus einem unteren, sehr stark gekrümmten Teil (Fig. 233, 11),
b) aus einem mittleren Teil, welcher an der Basis stark verdickt ist und Rhizoide bildet (Fig. 233, 9),
c) aus einem oberen Stück, das oberwärts schmaler wird und in das auf diesem Stadium noch sehr kleine Kapselprimordium übergeht (Fig. 233, 9).

Man sieht also, daß der Embryo der 2x-Generation sehr frühzeitig Rhizoide bildet. Bei *E. cristatus* dringen diese Rhizoide zwischen die Zellen der Vaginula oder zwischen Vaginala und Fuß ein. Bei *E. remotifolius* wachsen sie auch an der Außenseite der Vaginula nach unten.

Zweifellos dienen sie bei *E. cristatus* dazu, aus der Vaginula und dem Fuße nach der Kapsel Nahrung zu befördern, welche vielleicht infolge der Krümmung der Seta auf dem üblichen Wege nicht in genügender Menge die Kapsel erreichen würde.

Interessant wäre es, zu versuchen, ob man junge herauspräparierte Sporogonembryonen von *Eriopus* nicht unabhängig von der x-Generation weiter kultivieren könnte.

An die *Hookeriaceen* können wir nun zunächst die

Hypopterygiaceen

anschließen. Sie sind di- oder monöcisch. Die männlichen Pflanzen den weiblichen ähnlich. Gametöcien ausschließlich an den sekundären Stengeln und deren Zweigen, ohne oder mit fadenförmigen, hyalinen Paraphysen. Andröcien knospenförmig, klein. Gynöcien an sehr kurzen, nicht wurzelnden Perichaetiumzweigen. Schlanke bis kräftige, mehr oder weniger weiche, rasenbildende oder herdenweise wachsende, glanzlose, selten starre, glänzende Pflanzen. Stengelquerschnitt rundlich, dreieckig, ohne Zentralstrang, mit hyalinem Grundgewebe und nach außen zu gefärbten, kleineren, etwas verdickten, aber nicht stereïden Zellen.

Hauptstengel rhizomartig, mehr oder weniger verlängert, braunfilzig; sekundäre Stengel aufrecht, meistens nur unten und dann fiederig oder bäumchenartig verzweigt, so daß man von Stamm und Laub würde reden können. Zweige dicht und komplanat beblättert, an der Bauchseite mit Amphigastrien. Laubblätter schief inseriert, zweireihig, einschichtig, unsymmetrisch, eiförmig oder langeiförmig, meistens gesäumt. Mittelrippe einfach, aus homogenen Zellen bestehend; Zellen parenchymatisch, meist glatt, in den Blattecken differenziert. Scheide nackt. Kapsel gestielt, selten aufrecht, meistens geneigt bis hängend, regelmäßig. Stomata spärlich an der Kapselbasis, kryptopor. Peristom meist doppelt, selten Exostom fehlend. Zähne des Exostoms unter der Mündung der Kapsel inseriert. Endostom mit kielfaltiger Basilarmembran und gekielten Zähnen. Haube kappenförmig oder kegelförmig, nackt.

Die Arten dieser Familie kommen fast ausschließlich in den schattenreichen Urwäldern der tropischen und subtropischen Teile der Erde vor.

Von den beiden zu dieser Familie gehörigen Typen, nämlich den bäumchenartigen und den unverzweigten, mögen die Abbildungen von *Hypopterygium Thonini* und *Cyatophorum bulbosum* eine Vorstellung geben.

Ich will weiter nur

Cyatophorum bulbosum

besprechen. Dieses prächtige, 1 dm und höher werdende Moos ist in den Farntälern Australiens, speziell in denen der Kolonie Victoria und



Fig. 234. I. Cyatophorum bulbosum HEDW., 1—3 nach BROTHERUS, 4—11 nach GÖBEL. 1 Fruchtende Pflanze. 2 Amphigastrium. 2 A Stengelblatt. 3 Kapsel und Haube. 4 Oberansicht einer Macula, in der Mitte die dreiseitige Scheitelzelle, die Zellen um sie herum sind nicht alle eingezeichnet. 5 Längsschnitt durch den oberen Teil der Wand eines Antheridiums, die Zellen der Oeffnungskappe treten durch ihre Größe und den auf die Wand aufgelagerten Schleim hervor, Inhalt punktiert. 7 Außenansicht der Oeffnungskappe des Antheridiums. 6 Längsschnitt durch ein entleertes Antheridium. 10 Oeffnungskappe eines entleerten Antheridiums von außen. 8 Längsschnitt durch den oberen Kapselteil. D Deckel. Ep Zahn des äußeren Peristoms. Sp Zahn des inneren Peristoms. 9 Seitenansicht eines Stämmchens mit zwei Blattansätzen und zwei Maculis (N). 11 Sproßachse mit Antheridienstand im Längsschnitt. II. Hypopterygium Thonini. Habitusbild.

ebenfalls in Neu-Seeland sehr häufig. Dort wurde es von GÖBEL, dem folgendes entliehen ist, gesammelt. Es ist gegen trockne Luft sehr empfindlich, die Blätter schrumpfen dann bald.

Mit Vorliebe wächst es am Fuße von Baumfarnen, wobei die Rhizome des Mooses zwischen der, die Farnstämme bedeckenden Luftwurzelschicht hindurchwachsen und das dorsiventrale Laub wagerecht vom Farnstamme absteht. So gelangen die beiden Reihen asymmetrischer Blätter ans Licht, die aus symmetrischen Blättern bestehende Amphigastrienreihe befindet sich an der Schattenseite, nach welcher hin auch die Sporogone gerichtet sind. Die Pflanze läßt sich gut auf verschiedenem Substrat

kultivieren; im Botanischen Garten zu München sind zahlreiche lebende Exemplare vorhanden, einige am Boden, andere an Baumfarnstämmen und andere an Steinen. Trotz seiner flachen Beblätterung hält das Moos viel Wasser fest infolge der unregelmäßigen Wellung der größeren Blätter; nur die Spitze ist nach dem Bespritzen meistens trocken; sie ist nach unten gekrümmt und läßt dadurch das Wasser abfließen, die Spitze ist also gegen andauernde Benetzung geschützt.

Von Brizi (Estr. dell' Annuario del R. Istituto botanico di Roma, Vol. VI, 1897, Fasc. 3) werden drei sehr merkwürdige Eigenschaften dieses Mooses beschrieben.

I. *C. bulbosum* soll meistens ein Saprophyt, bisweilen aber ein Parasit sein. Diese Behauptung fußt auf der Beobachtung, daß die Rhizoide in tote, bisweilen sogar in lebende Pflanzenteile eindringen. Das tun aber z. B. auch die Ausläufer von *Agropyrum repens*, und doch ist es noch keinem eingefallen, daraus auf Parasitismus dieser Pflanze zu schließen. Bis jetzt ist kein einziges saprophytisches oder parasitisches Moos bekannt geworden, und auch *C. bulbosum* ist autotroph.

II. Am Stengel sind helle Flecke, sogenannte Maculae, vorhanden (Fig. 234, 4), welche nach Brizi Hydathoden sein sollen. Sie sind leicht als helle Flecke auf der schwarzen Stengelrinde sichtbar. Correns hat aber nachgewiesen, daß es sich hier um ruhende Zweiginitialen handelt; die Scheitelzelle derselben ist am Boden der seichten Vertiefung, die die Macula bildet, zu sehen.

Göbel wies nach, daß am Rande dieser Maculae oft braune Fäden stehen, welche nichts als sekundäres Protonema, das ausgiebig Brutknospen bildet, sind. Diese Brutknospenbildung ist oft außerordentlich reichlich.

III. An den Antheridien sollte sich nach Brizi eine Kappe sklerifizierter Zellen befinden, ein bei Antheridien überhaupt gänzlich unbekanntes Vorkommen.

Göbel wies aber nach, daß die Antheridien hier eine ähnliche Oeffnungskappe wie andere Moose haben (Fig. 234, 5, 6, 7), und daß dasjenige, was Brizi für Wandverdickungen gehalten hat, bloß der Schleim in den Zellen dieser Oeffnungskappe ist.

Die außergewöhnlichen Eigenschaften von *Cyatophorum* verschwinden also bei genauerer Beobachtung.

Das Hauptinteresse, welches *Cyatophorum* darbietet, liegt in seiner Beblätterung, welche an die dorsoventraler Lebermoose erinnert (Fig. 234, 1—3, 9). Wir haben es hier wiederum mit einer Anpassung an das Licht zu tun. Ein Querschnitt durch die Knospe zeigt, daß die 3 Blattreihen genau so wie bei anderen Moosen angelegt werden. Die Scheitelzelle wendet hier eine Seite nach oben, eine nach unten.

Behielten die Seitenblätter ihre ursprüngliche Stellung bei, so würden sie nur mit ihrer oberen Hälfte das volle Licht empfangen; durch Torsion der Blattbasis und durch Verschiebung der Blattinsertion aber werden die Blätter so gestellt, daß sie mit ihrer vollen Breite das Licht aufsaugen.

Ausgesäte Brutkörper entwickeln ein Protonema, das wiederum Brutkörper oder aber Pflänzchen bildet. Die ersten Seitenblätter sind noch symmetrisch und ziemlich gerade inseriert; erst später werden sie schief gestellt und asymmetrisch, während die Amphigastrien symmetrisch bleiben. Die Dorsiventralität entsteht also erst während der Entwickelung. Die Kapsel zeigt eine anatomische Eigentümlichkeit. Die Wandzellen der Kapsel unterhalb des Annulus, welcher letztere 1—3 Zellen hoch ist, sind sehr groß, und ihre Wand ist durch verdickte Streifen

verstärkt (Fig. 234, 8). Dadurch wird also ein steifer Ring gebildet. Ein zweiter Ring, weiter nach innen gelegen, entsteht dadurch, daß die Zähne des Exostoms an ihrer Basis vereint bleiben und ebenfalls Verdickungen aufweisen.

So ist also an der Mündung der Kapsel sowohl an der Innen- wie an der Außenseite ein steifer Ring vorhanden, beide Ringe sind durch dünnwandiges Gewebe verbunden. Da die Sporen hier sehr langsam ausgestreut werden, so ist diese Verstärkung der Kapselmündung wichtig, um dem Zusammenfallen des Mundes vorzubeugen.

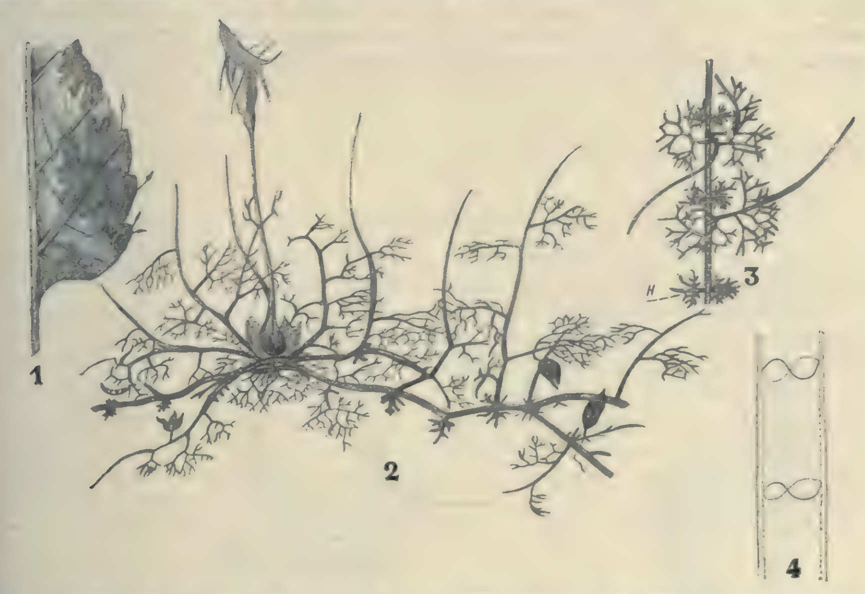


Fig. 235. Ephemeropsis tjibodensis GÖBEL. 1, 2 nach FLEISCHER, 3, 4 nach GÖBEL. 1 Habitusbild der Pflanze auf einem Phanerogamenblatt. 2 Pflanze mit Sporogon. 3 Habitusbild des Protonemas von oben gesehen, seitlich vom Hauptfaden entspringen die Haftorgane (H), auf der Oberseite die assimilierenden zweizeilig verzweigten Kurztriebe. 4 Anordnung der Wände in den Protonemafäden.

Während also die *Hypopterygiaceae* als höhere Verwandte der *Hookeriaceen* zu betrachten sind, ist dagegen die Familie der

Nematocaceae

als ein reduzierter *Hookeriaceen*-Zweig zu betrachten. Es gehört dazu nur eine Art:

Ephemeropsis tjibodensis GÖBEL,

welche von GÖBEL als epiphyller Bewohner vieler *Phanerogamen*, z. B. von *Zingiberaceen*, in feuchten Tälern des Pangerango auf Java entdeckt wurde. Es ist ein höchst merkwürdiges Moos, welches zuerst 1888 (Ann. d. Buitenzorg VII, p. 67) von GÖBEL beschrieben wurde, dessen Sporogone aber erst 1900 (Ann. de Buitenzorg XVII, p. 68) von FLEISCHER gefunden und beschrieben wurden.

Das Moos gleicht habituell einer Alge (Fig. 235, 1, 3), indem es gelbgrüne bis rotbraune filzige Ueberzüge auf *Phanerogamen*- und *Pterido*-

phyten-Blättern bildet. In vegetativem Zustande besteht es denn auch ausschließlich aus einem Protonema mit ziemlich dicken braunen Wänden. Dieses Protonema ist aber sehr hoch entwickelt; es besteht aus einer kriechenden Hauptachse mit Nebenachsen, welche dorsiventral gebaut sind insofern, als sie an der Rückenseite aufrechte Assimilatoren, an den Seiten aber Anheftungsorgane, sogenannte Hapteren, bilden (Fig. 235, 3). Diese Hapteren, welche auch wieder zu Seitenachsen auswachsen können, sind kurz und verzweigen sich wiederholt dichotom in einer Ebene, wodurch eine Art von Scheibe entsteht, welche das Protonema am Substrat befestigt. Die Querwände im Protonema sind quergestellt, aber tordiert (Fig. 235, 4), wodurch eine Oberflächenvergrößerung entsteht, welche sonst meistens durch schiefe Insertion erzielt wird.

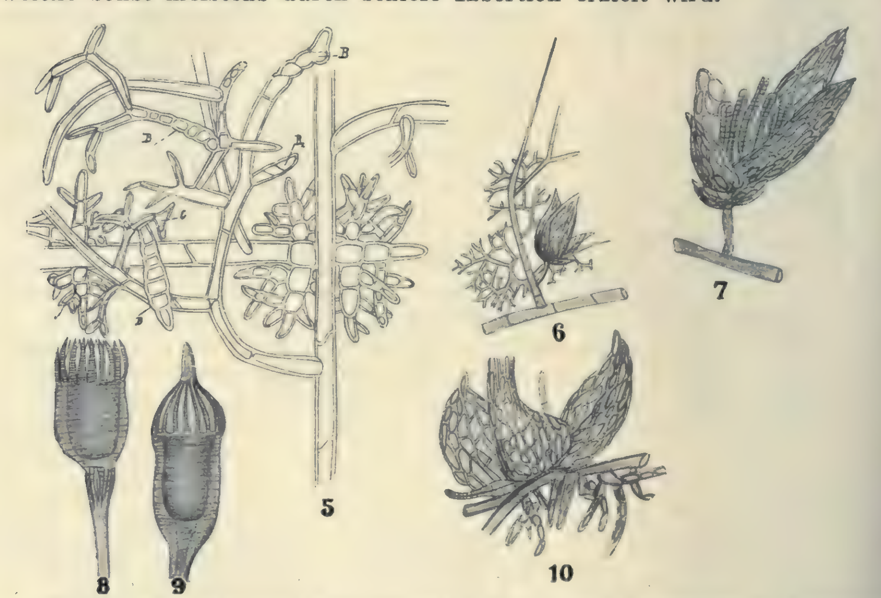


Fig. 236. Ephemeropsis tjibodensis GÖBEL, nach FLEISCHER. 5 Protonemaast mit Hapteren und Brutkörpern (B). B 1 Auswachsende Brutkörper. B 2 Brutkörper in Entwickelung. C Ankerzelle. 6 Antheridienstand am Protonema. 7 Gynoecium. 8, 9 Kapsel. 10 Vaginula mit Perichätialblättern.

Die Assimilatoren sind ebenfalls Kurztriebe; sie enden meistens in einer borstenförmigen Spitze und tragen seitlich dichotom verzweigte Aeste, welche wohl hauptsächlich die Photosynthese besorgen. Oft entstehen auf dem Protonema Brutkörper (Fig. 236, 5) von spitz-keulenförmiger Gestalt, welche an der Basis ein von dem Tragästchen gebildetes Ankerstück besitzen. Da dieses Tragästchen mit dem Brutkörperchen abgeworfen wird, so bleibt das Brutkörperchen mittels des Ankers leicht zwischen Haaren oder anderen Unebenheiten eines *Phanerogamen*-Blattes hängen und heftet sich also leicht an diesem an. Die Andröcien (Fig. 236, 6) sind auf den Assimilatoren, die Gynöcien (Fig. 236, 7) auf den Hauptachsen des Protonemas inseriert. Andröcien und Gynöcien können auf demselben oder auf verschiedenen Protonemata vorkommen.

Das Androecium besteht aus 1—4 Antheridien, welche von 3—4 kleinen, spitz-ovalen Blättern ohne Mittelrippe umgeben sind. Paraphysen fehlen. Auch die Gynöcien sind sehr einfach; sie enthalten zahlreiche,

sehr kurzhalsige Archegonien und einige kurze Paraphysen, während die Hüllblätter ebenso einfach wie die der Andröcien, sogar meistens noch etwas kürzer sind.

Die Sporogone (Fig. 235, 2; Fig. 236, 8, 9) stehen einzeln, indem in jedem Gynoecium nur ein Archegon sich weiter entwickelt, sie sind höchstens 3 mm hoch, von denen 2 auf die Seta kommen. Die Haube ist kegelförmig und zeigt an der Basis die eigentümlichen Cilien der *Hookeriaceen*. Das Peristom ist doppelt. *Ephemeropsis* ist also ein Moos, das sehr lange auf seinem Jugendstadium verharrt und, so wie *Buxbaumia*, erst Blätter bildet, wenn es Geschlechtsorgane anlegt.

Es ist vermutlich als eine reduzierte *Hookeriacee* zu betrachten, steht aber wohl sicher der primitiven Moosform, wie diese aus den Algen entstand, nahe. Wir können sie also als eine Art Atavismus zur ursprünglichen Moosform ansehen.

Betrachten wir jetzt die zweite, von den *Leucodontaceen* ausgehende Reihe. Sie fängt mit den

Trachypodaceen,

einer neuen, von Fleischer 1905 aufgestellten Familie, an. Es sind dies meistens große, locker bis dichtrasig an Bäumen, selten an Felsen wachsende Moose aus tropischen und subtropischen Berggegenden.

Die Pflanzen glänzen wenig oder nicht, sind freudiggrün bis gelbgrün oder rötlich, oft innen braungrün bis schwärzlich. Die primären Stengel sind dünn, meistens kurz und verzweigt, kriechend, selten mit Blattschuppen. Die sekundären Stengel meist dichtgedrängt, aufgerichtet, bisweilen niederliegend, in welchem Falle sie später wurzeln und zu Hauptstengeln werden, seltener hängend, geteilt, unregelmäßig locker bis dicht gefiedert, verzweigt. Zentralstrang meistens fehlend. Blätter meist radiär, abstehend und homomorph, selten etwas einseitswendig, die der Stengel von denen der Aeste verschieden, alle dichtgedrängt, längsgrubig oder oberwärts querwellig, bisweilen mit geschlängelter Spitze, meistens aus etwas geöhrter Basis breit- bis schmal-lanzettlich, kurz- bis lang-zugespitzt, meist deutlich gezähnt. Mittelrippe einfach, dünn, nie austretend, Blattzellen oval-rhomboid bis linear, papillös, mit einer, selten mit mehreren Papillen auf dem Zelllumen oder auf den Zellpfeilern. Gametöcien zweihäusig, meistens an den sekundären Stengeln. Perichaetium groß. Paraphysen zahlreich. Sporogone mit kurzer, selten längerer Seta, die Seta warzig papillös oder mit Stachelpapillen besetzt, selten glatt. Die Kapsel aufrecht, dick ovoid oder fast kugelig bis oval, ohne oder mit kurzem Halse. Stomata phaneropor an der Kapselbasis. Ring nicht differenziert. Deckel meist aus kegeliger Basis mäßig lang geschnäbelt. Calyptra kegelmützenförmig bis kappenförmig, behaart oder glatt. Peristom an der Mündung oder auf niedriger Basilarmembran weiter nach innen inseriert. Exostom papillös, selten glatt, grüngelb, mit verdickter gerader Mittellinie und Kommissuren. Endostom mehr oder weniger entwickelt, kürzer, papillös, Basilarmembran meistens niedrig, schwach kielfaltig, Zähne fadenförmig.

Diese Familie kann nicht ohne Zwang bei irgendeiner anderen untergebracht werden, auch nicht bei den *Neckeraceen*, wie bis jetzt geschah, und zwar aus verschiedenen Gründen. So sind sowohl die Sporogone wie die Blattzellstruktur sehr typisch, letztere durch die in dichten Reihen auf den Zellen stehenden Papillen. Die Verwandtschaft geht von den *Leucodontaceen* aus über das neue Genus *Trachy-*

podopsis durch *Diaphanodon* zu den *Leskeaceen,* andererseits aber zeigen sie durch *Trachypus* mit seinen Papillen auf den Zellpfeilern Verwandtschaft mit den *Papillarien,* bei welchen dies ebenfalls vorkommt.

Die drei hierhergehörigen Genera sind in folgender Weise zu unterscheiden:

A. Sekundäre Stengel einfach bis geteilt, meistens unregelmäßig fiederig verzweigt.
   1) Blattpapillen auf dem Lumen, Stengel meistens mit Zentralstrang . . . . *Trachypodopsis*
   2) Blattpapillen reihenweise auf den Zellpfeilern, Stengel meistens mit Zentralstrang . . . . . *Trachypus*

B. Sekundäre Stengel geteilt, dicht gefiedert bis doppelt gefiedert. Papillen auf dem Lumen. Stengel ohne Zentralstrang . . . . *Diaphanodon*

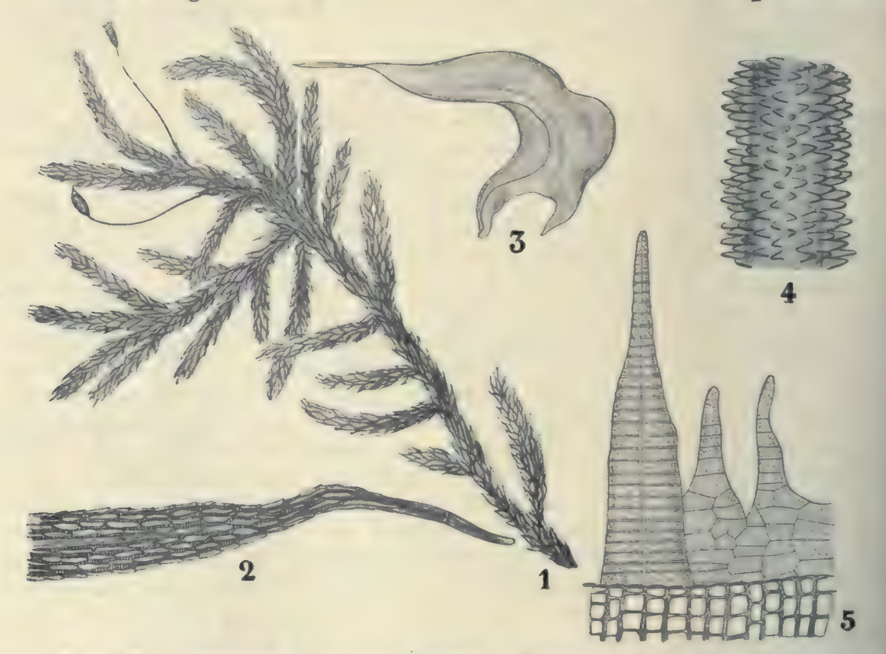


Fig. 237. Trachypus bicolor REINW. et HORNSCH. 1 Habitus. 2 Blattspitze. 3 Stengelblatt. 4 Stück der Seta. 5 Peristom. 2 Original, die übrigen nach Bryologia javanica DOZY et MOLKENBOER.

Der am meisten typische Repräsentant der Familie ist

Trachypus (Fig. 237)

mit seinen Papillen auf den Zellpfeilern.

Von diesem Genus kommen 14 Arten auf Bäumen, selten an Felsen, speziell im indo-asiatischen Gebiete vor.

Daran schließt sich

Trachypodopsis (Fig. 238, 239, I)

an. Dieses Genus umfaßt 9 Arten, welche an Bäumen in der tropischen und subtropischen Waldzone vorkommen und ebenfalls ihr Zentrum

Fig. 238. Trachypodopsis declinata FLEISCHER, nach FLEISCHER. 1 Habitusbild. 2 Zweigstück. 3 Blatt des sekundären Stengels. 4 Astblatt. 5 Blattspitze.



Fig. 239. I. Trachypodopsis auriculata MITT., nach BROTHERUS. 1 Habitus. 2 Kapsel. 3 Stengelblatt. 4 Peristom. II. Diaphonodon thuidioides REN. et CARD., nach BROTHERUS. A Habitus. B Astblatt. C Stengelblatt. D Stengelstück mit Sporogon. E Blattstück. F Peristom.

im indo-asiatischen Gebiete haben. Daran schließt sich wiederum das Genus

Diaphanodon (Fig. 239, II)

aus demselben Gebiete mit 5 Arten. Auch sie wachsen an Bäumen.

Durch dieses Genus erhalten wir den Anschluß an die Familie der

Leskeaceae,

mit deren Gattung *Duthiella* sie manche Uebereinstimmung zeigt.

Die *Leskeaceae* sind autöcische oder diöcische Pflanzen, von denen die ♂ und ♀ gleich groß sind. Die Gametöcien sind stengel- und astständig, das eine Mal nur an den primären, das andere Mal nur an den sekundären Stengeln vorkommend; beidemal sind die Paraphysen fadenförmig. Die Andröcien sind klein, knospenförmig, die Gametöcien an sehr kurzen, meist wurzelnden Perichaetiumzweigen. Es sind schlanke bis kräftige, meistens mehr oder weniger starre, rasenbildende, meist frisch- bis dunkelgrüne, später gewöhnlich bräunliche, glanzlose, selten schwach glänzende Pflanzen. Stengel auf dem Querschnitt rund oder oval, ohne oder mit rudimentärem Zentralstrang, mit lockerem, dickwandigem und getüpfeltem Grundgewebe und mehrschichtiger, oft substereïder Rinde. Der Hauptstengel ist weitkriechend und öfters geteilt, mit glatten Rhizoiden, dem Substrat anliegend, oft stoloniform und mit weit entfernten Schuppen bedeckt; die sekundären Sprossen meistens aufrecht, unverzweigt oder unregelmäßig büschelig bis fiederig verzweigt, nur bei *Thuidium* zierlich ein- bis dreimal gefiedert und die Seitenachsen in der Ebene des Hauptstengels ausgebreitet. Vegetative Verjüngung oft durch Stolonen, welche entweder aus primären oder aus sekundären Stengeln entspringen; bisweilen sind auch die normal beblätterten Hauptstengel oder Zweige an ihren Spitzen stolonenartig verlängert. Paraphyllien mehr oder weniger zahlreich, oft vielgestaltig, selten fehlend. Blätter selten homomorph, meistens in Schuppen und Laubblätter, letztere vielfach noch in Stengel- und Astblätter differenziert. Die Schuppenblätter weit entfernt gestellt, kleiner und zarter, blaß, glatt und meist ohne Mittelrippe. Die Laubblätter in mehreren Reihen, dichtgedrängt, in feuchtem Zustande allseitig abstehend, selten einseitswendig, in trocknem meist angedrückt bis dachziegelig, symmetrisch (nur bisweilen die Spitze schief) zugespitzt, selten stumpf oder abgerundet, mehr oder weniger hohl, oft an der Basis mit zwei kurzen Falten. Lamina einschichtig, beiderseits durch Papillen oder Mamillen rauh, selten glatt. Mittelrippe meistens einfach und mehr oder weniger kräftig, aus homogenen Zellen gebildet, selten kurz und hart und dann wohl auch doppelt oder gegabelt. Zweigblätter meist kürzer und schmaler als die Stengelblätter. Perichaetiumblätter meistens von den Laubblättern verschieden, die inneren sehr verlängert, zart und blaß mit kurzer und dünner Mittelrippe oder ohne solche. Seta mehr oder weniger verlängert und gekrümmt. Stomata im Halsteile, phaneropor, meistens spärlich, selten fehlend. Peristom doppelt.

Die Arten dieser Familie sind zumal in den gemäßigten und wärmeren Teilen der Erde verbreitet, wo sie an Baumstämmen und Felsen, selten am Boden vorkommen.

Zu den *Leskeaceen* gehören 5 Unterfamilien, welche sich in folgender Weise unterscheiden lassen.

A. Diöcisch, Gynöcien an den Aesten. Hauptstengel stoloniform, kleinblätterig; Paraphyllien fehlend. Blätter homomorph. Mittelrippe einfach. Kapsel aufrecht, regelmäßig. Zähne des Endostoms fadenförmig oder rudimentär . . . . III. *Anomodonteae*

B. Gynöcien stengelständig, Stengel nicht stoloniform,
   a) diöcisch, Mittelrippe kurz, einfach, gegabelt, doppelt, oder fehlend,
      α) Kapsel aufrecht, regelmäßig, gerade . . . II. *Thelieae*
      β) Kapsel geneigt bis horizontal, unregelmäßig I. *Heterocladieae*
   b) Mittelrippe einfach, außer bei *Pseudoleskeella*, verlängert, vor der Spitze aufhörend bis austretend,
      α) Blätter homomorph . . . . IV. *Leskeeae*
      β) Blätter heteromorph . . . . V. *Thuidieae*

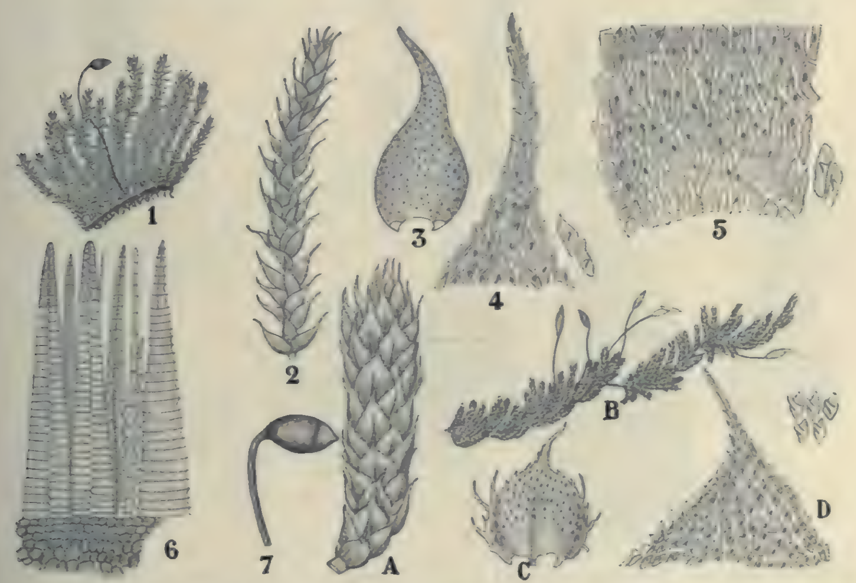


Fig. 240. I. Fauriella lepidoziacea BESCH., nach BROTHERUS. 1 Habitus. 2 Aestchen. 3 Astblatt. 4 Blattspitze. 5 Blattbasis. 6 Peristom. 7 Kapsel. II. Thelia hirtella HEDW., nach SULLIVANT. A Aestchen. B Habitus. C Astblatt. D Blattspitze.

Die Unterfamilie der

Heterocladieae

umfaßt diöcische Pflanzen mit beiderlei Art von Gametöcien auf den sekundären Stengeln; die Andröcien bisweilen auf der Hauptachse. Stengel kriechend oder aufsteigend, mehr oder weniger fiederig verzweigt, Paraphyllien spärlich und klein; Blätter ungefaltet, entweder mono- oder dimorph. Mittelrippe kurz bis undeutlich, einfach gabelig bis doppelt oder sogar fehlend. Kapsel geneigt bis horizontal, unregelmäßig, eiförmig oder lang, mehr oder weniger gekrümmt. Beide Peristome gleich lang, Zähne des Exostoms dicht quergestreift, mit zahlreichen Lamellen, Cilien vollständig.

Hierher gehören nur zwei Genera mit zusammen 9 Arten; die in Fig. 240, I abgebildete *Fauriella lepidoziacea* zeigt schöne Papillen auf dem Zellumen; sie kommt in Japan vor.

Außer *Fauriella* gehört hierher *Heterocladium*, ein hauptsächlich amerikanisches Genus mit einer Art in Europa.

Die Unterfamilie der

Theliaceae

umfaßt diöcische Arten, mit den Gynöcien auf den Stengeln und den Andröcien auf den Zweigen. Die Stengel kriechen oder sind aufsteigend und stehen in dichten Rasen aufrecht, sind dicht einfach fiederig oder

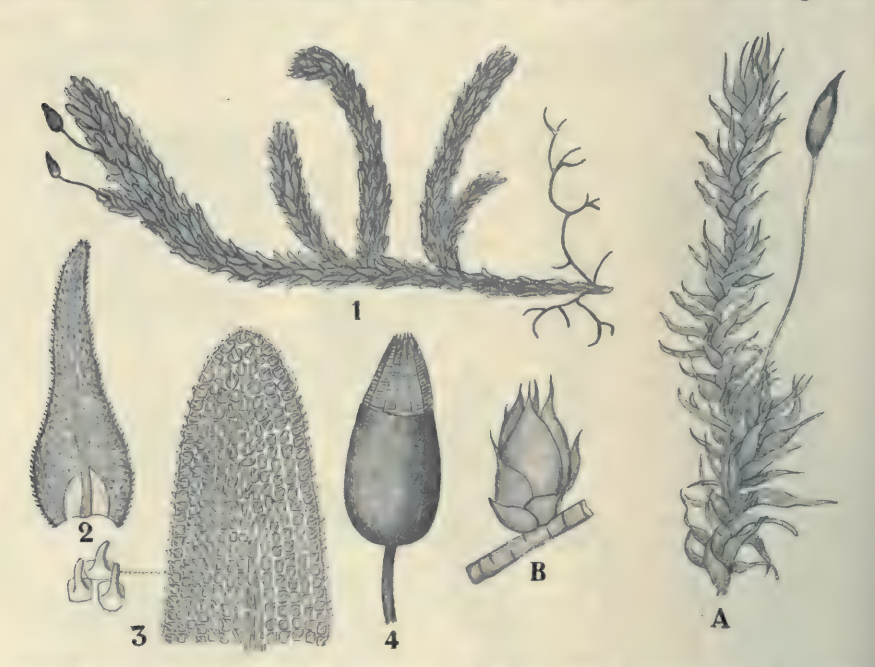


Fig. 241. I. Anomodon abbreviatus MITT., nach BROTHERUS. 1 Habitus. 2 Stengelblatt. 3 Blattspitze. 4 Kapsel mit Peristom. II. Anomodon longifolius HARTM., nach SCHIMPER. A Fruchtende Pflanze. B Gametoecium.

unregelmäßig büschelig verzweigt. Die Zweige stielrund und dicht beblättert. Paraphyllien vorhanden oder fehlend; Blätter homomorph, löffelartig hohl, dachziegelig angedrückt, nicht faltig, breit, Mittelrippe kurz, einfach oder gabelig, auch undeutlich bis fehlend. Zellen elliptisch bis rhomboid, meistens an der Dorsalseite mit einer mehr oder weniger hohen Papille über dem Lumen. Kapsel aufrecht, regelmäßig, verlängert bis zylindrisch, gerade.

Hierzu gehören zwei Gattungen: *Thelia* und *Myurella*; welche sich wie folgt unterscheiden lassen.

A. Stengel kriechend, dicht einfach gefiedert . . . . . . *Thelia*
B. Stengel aufrecht und aufsteigend, unregelmäßig verzweigt *Myurella*

Die in Fig. 240, II abgebildete *Thelia hirtella* ist amerikanisch.

Zur Unterfamilie der

Anomodonteae

gehören diöcische Moose mit stets astständigen Gametöcien. Der Hauptstengel kriecht, ist stoloniform und kleinblätterig, die sekundären Stengel sind zahlreich, aufrecht oder aufsteigend, einfach oder verzweigt, aber nur selten fiederig. Paraphyllien fehlen. Blätter homomorph, nicht faltig. Mittelrippe einfach, meistens vor der Blattspitze endigend; Zellen rundlich bis sechseckig, meistens chlorophyllreich und durch niedere Papillen mehr oder weniger undurchsichtig, nur in der Mitte der Blattbasis gestreckt und glatt. Kapsel aufrecht, regelmäßig, nie gekrümmt. Basilarmembran des Endostoms niedrig, seine Zähne fadenförmig oder rudimentär bis fehlend.



Fig. 242. I. Leskea polycarpa HEDW. 1 Habitus, nach SCHIMPER. 2 Blattspitze, nach BROTHERUS. II. Leskurea ovicarpa BESCH. 3 Paraphyllien. 4 Stengelteil mit Paraphyllien. 5 Habitus. 6, 7 Kapsel.

Hierher gehören 4 Genera, von denen

Anomodon (Fig. 241)

mit etwa 17 Arten dadurch charakterisiert ist, daß die Mittelrippe gerade ist, meistens vor der Spitze aufhört, die Zellen vielfach rundlich-sechseckig und stets papillös sind, während die Zähne des Peristoms fadenförmig sind. Von den abgebildeten Arten kommt *A. abbreviatus* in Japan vor, während *A. longifolius* europäisch ist.

Die Unterfamilie der

Leskeae

umfaßt diöcische, selten monöcische Arten. Die Gynöcien sind auf dem Hauptstengel, die Andröcien bisweilen auch auf den Zweigen inseriert.

Der Stengel kriecht und ist dicht mit aufrechten oder aufsteigenden, kurzen, stumpfen Zweigen bedeckt. Paraphyllien meistens vorhanden. Blätter homomorph, an der Basis zweifaltig, selten drei- bis vierfaltig. Mittelrippe einfach, kräftig, meistens vor der Blattspitze, selten schon in der Mitte aufhörend, oder kurz oder fehlend. Kapsel aufrecht, regelmäßig oder geneigt, bis horizontal und unregelmäßig. Beide Peristome gleichlang, selten das Endostom etwas kürzer.

Von den 12 hierher gehörigen Gattungen sei nur

Leskea (Fig. 242)

besprochen

Es ist autöcisch, besitzt Paraphyllien, hat nur e i n e Papille über dem Zellumen, eine regelmäßige Kapsel, und das Exostom hat Zähne



Fig. 243. **Thuidium tamariscinum.** Habitusbild, nach SCHIMPER.

mit gut entwickelten Lamellen. Die Zähne des Exostoms schmal linear. Die abgebildete *Leskea polycarpa* ist auf Baumstämmen auch bei uns häufig.

Bei der Unterfamilie der

Thuidieae

stehen alle Gametöcien an dem Hauptstengel oder an diesen gleichwertigen Sprossen oder aber die Andröcien auch wohl zum Teil an den Aesten. Der Stengel ist ein- bis dreimal gefiedert.

Paraphyllien meist reichlich vorhanden, selten spärlich oder fehlend. Blätter meistens dimorph, Mittelrippe einfach, kräftig, vor der Blattspitze aufhörend bis austretend. Kapsel geneigt bis horizontal, unregelmäßig, mehr oder weniger gekrümmt, meist unterhalb der Mündung eingeschnürt. Beide Peristome gleichlang. Zähne des Exostoms dicht quergestreift, mit

gut entwickelten Lamellen. Endostom mit weit vorspringender Basilarmembran, breiten Zähnen und gut entwickelten Cilien.

Hierher gehören etwa 12 Genera, darunter *Duthiella*, von denen ich nur

Thuidium (Fig. 243, 244)

besprechen will.

Es sind zum Teil kleine, zum Teil große Waldmoose, welche am Boden, an der Basis der Baumstämme, auf Wurzeln und Steinen vorkommen und durch ihre fiederige Verzweigung auffallen. Die Rasen sind groß, locker, meistens flach, starr, vielfach gelb- oder braungrün, stets ohne Glanz. Die Stämmchen kriechen und sind reichlich bewurzelt,

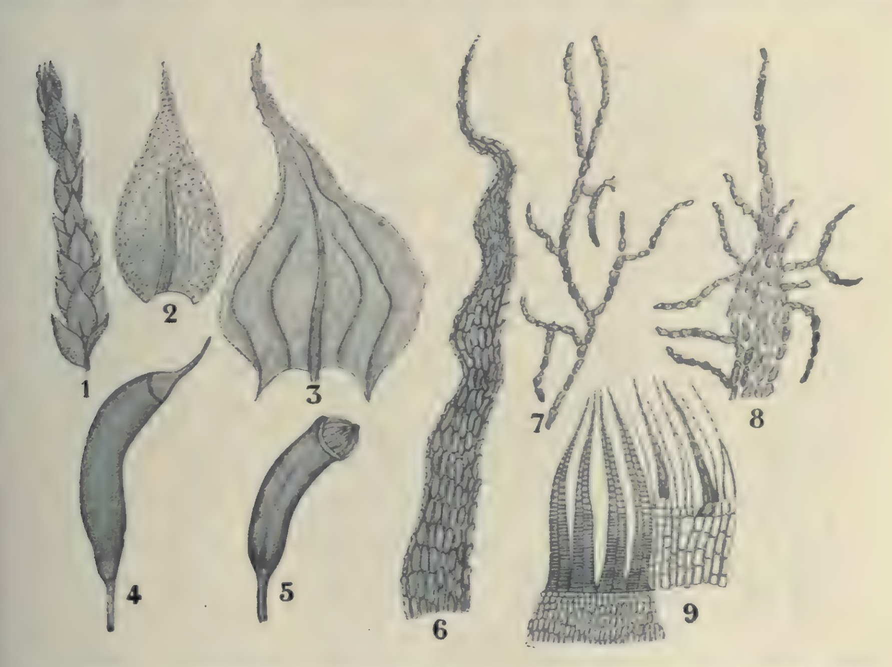


Fig. 244. Thuidium tamariscinum, nach SCHIMPER. 1 Ast. 2, 3 Blätter. 4, 5 Kapseln. 6, 7, 8 Paraphyllien. 9 Peristom.

oder auf- und absteigend und wurzeln dann nur hier und dort mittels Rhizoidenbüscheln; selten sind sie aufrecht. Sie sind regelmäßig ein- bis dreimal gefiedert und die Fiedern in derselben Ebene wie das Stämmchen ausgebreitet, die Fiedern in Umriß lanzettförmig bis dreieckig. Paraphyllien sehr zahlreich, sogar in solchem Maße, daß sie oft einen dichten Stengelfilz bilden. Die Blätter sind dimorph bis heteromorph, die Blattzellen an der dorsalen Seite, selten beiderseits papillös, meistens mit einer langen Papille über dem Lumen. Das Peristom ist doppelt, ungefähr wie bei *Hypnum* gebildet, aber die zwei bis vier Cilien vollständig und deutlich knotig, bisweilen mit kurzen Anhängseln.

Die dritte von den *Leucodontaceen* ausgehende Reihe fängt mit den *Pterobryaceen* an und endet in den *Hypnaceen*.

Die Familie der

Pterobryaceae

enthält ansehnliche, oft sehr stattliche, glänzende Moose, welche herdenweise oder in büscheligen bis abhängenden Rasen an der Rinde und an dünnen Zweigen von Bäumen, ausschließlich in tropischen und subtropischen Gegenden vorkommen; zumal auf der südlichen Halbkugel. Der primäre Stengel ist kurz bis lang, kriechend, meistens blattlos; die sekundären Stengel sind einfach bis unregelmäßig ein- bis zweimal gefindert, nie wurzelnd, meistens ohne Paraphyllien, bisweilen mit stengelständigen Brutkörpern und oft an der Basis mit kleinen Schuppen bedeckt. Stengel ohne Zentralstrang; Grundgewebe meistens dickwandig, getüpfelt, nach außen stereïd. Sprosse rund oder etwas abgeflacht, radiär beblättert, an den Enden abgestumpft oder verschmälert; selten peitschenförmig. Blätter meist symmetrisch, radiär abstehend, selten die dorsalen und ventralen Blätter angedrückt, die lateralen abstehend, also anscheinend bilateralen Sprossen sich nähernd, und etwas unsymmetrisch (bei *Trachyloma*- und *Garovaglia*-Arten); alle gleichgroß oder die Stengelblätter größer als die Astblätter; oblong bis oval-lanzettlich, kürzer oder länger zugespitzt, hohl, glatt oder längsgrubig, selten quer-grubig. Mittelrippe dünn, meistens kurz, einfach, doppelt oder fehlend, selten die Spitze erreichend oder austretend. Blattzellen meist glatt, selten etwas rauh, oft getüpfelt und dickwandig, lang-elliptisch bis rhomboid und linear; an den Blattecken lockerer, bisweilen rund-quadratisch, meistens gefärbt, und einigermaßen als Flügelzellen ausgebildet. Gametöcien meist zweihäusig, normale männliche Pflanzen oder Zwergmännchen auf den Blättern der weiblichen Pflanzen (*Garovaglia*), Perichaetiumzweige nie wurzelnd, kurz oder etwas verlängert, meistens aufgerichtet. Perichaetium groß und seine Blätter von den Laubblättern verschieden. Kapsel eingesenkt oder auf kurzer Seta emporgehoben und dann mit phaneroporen Stomaten an der Kapselbasis. Peristom meistens tief unterhalb der Mündung inseriert, die 16 Zähne des Exostoms lanzettlich, wenig hygroskopisch, in der Mittellinie oft durchbrochen, selten beide Schichten verschieden durchbrochen (*Oedicladium*), bisweilen zu Paarzähnen verbunden, glatt oder papillös, ohne Basilarmembran, ventral mit kaum vorspringenden Querleisten oder niedrigen, aber deutlichen Lamellen. Endostom entweder ganz rudimentär (scheinbar fehlend) und nur durch eine rudimentäre Membran oder auch wohl durch dem Exostom anhängende Lappen angedeutet, oder mit rudimentären, kürzeren oder längeren, fadenförmigen Zähnen, meistens ohne Kiellinie und ohne deutliche Artikulationen, sehr selten fast normal gebildet, mit kielfaltiger Grundhaut, gekielten Zähnen und rudimentären Cilien (*Pterobryella*). Cilien fehlend oder rudimentär. Die Unterfamilien können in folgender Weise charakterisiert werden:

Oedicladieae.

Pflanzen rasenbildend. Sekundäre Stengel dichtgedrängt, von der Basis an beblättert, einfach oder spärlich verzweigt. Blätter ohne Mittelrippe, kappenförmig hohl, plötzlich in eine feine Spitze zusammengezogen. Seta verlängert. Mütze kappenförmig. Peristom abnorm. Exostom glatt, meistens mit Höhlungen. Endostom nur als niedrige Membran entwickelt.

Hierher gehören ***Oedicladium*** und ***Myurium***, von denen letzteres nur eine Art enthält, nämlich ***M. Hebridiarum***, welche nach Fleischer

nur ein nach Europa verirrtes *Oedicladium* ist. *Oedicladium* wird von BROTHERUS noch zu den *Leucodontaceen* gerechnet und verbindet diese Familie also sehr schön mit den *Pterobryaceen*. Das Genus enthält 7 Arten, alle an Baumstämmen wachsend und aus Ostasien; die in Fig. 245 abgebildete *O. Warburgii* kommt in Ceylon vor.

Pterobryeae.

Diese Unterfamilie enthält meistens herdenweise wachsende Pflanzen, deren sekundäre Sprosse locker bis entfernt gestellt und meist nicht von der Basis an beblättert sind. Sie sind vielfach fiederig bis baumartig verzweigt, horizontal bis gekrümmt, selten einfach und herabhängend.

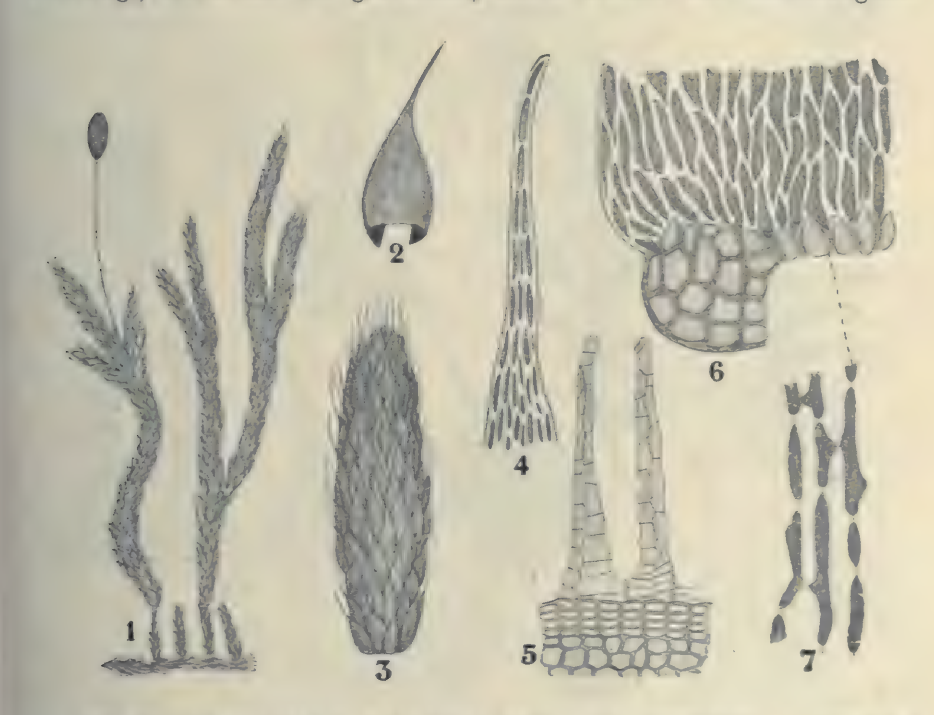


Fig. 245. Oedicladium Warburgii MÜLL., nach BROTHERUS. 1 Fruchtende Pflanze. 2 Astblatt. 3 Aestchen. 4 Blattspitze. 5 Peristom. 6 Blattbasis. 7 Ein Teil derselben, vergrößert.

Blätter ohne Mittelrippe, undeutlich zweirippig oder mit einfacher, sehr selten austretender Mittelrippe; oft kappenförmig, hohl, selten längsgrubig. Kapsel eingesenkt oder kurz emporgehoben, selten mit verlängerter Seta. Calyptra mützen- bis kappenförmig, bisweilen behaart. Peristom meistens unvollständig. Exostom meist glatt, ohne, selten mit normalen Lamellen, bisweilen die Zähne paarig verbunden. Endostom mehr oder weniger rudimentär, oft fehlend, mit niedriger Grundhaut und fehlenden oder fadenförmigen Zähnen, bei *Pterobryella* kielfaltig und mit gekielten Zähnen.

Es gehören hierher: *Pterobryopsis* FL., *Symphysodon* DZ. et MB., *Hildebrandtiella* (*Orthostichidium*) C. MÜLL., *Pterobryum* HIRSCH, *Pirea* CARD., *Müllerobryum* FL., *Pterobryella* C. MÜLL.

Das Genus

Symphysodon

ist durch den kriechenden, hie und da büschelig wurzelnden Hauptstengel charakterisiert, aus welchem fiederig verzweigte sekundäre Stengel aufsteigen, welche unterwärts mit Blattschuppen bedeckt sind. Die Zähne des Exostoms sind paarig vereint, und das zunächst mit dem Exostom verklebte Endostom schwindet alsbald. Es sind 10 Arten bekannt, welche ausschließlich im indo-asiatischen und pazifischen Waldgebiet an Bäumen wachsen. Der abgebildete *Symphysodon vitianus* kommt auf den Fidji- und Samoa-Inseln vor.

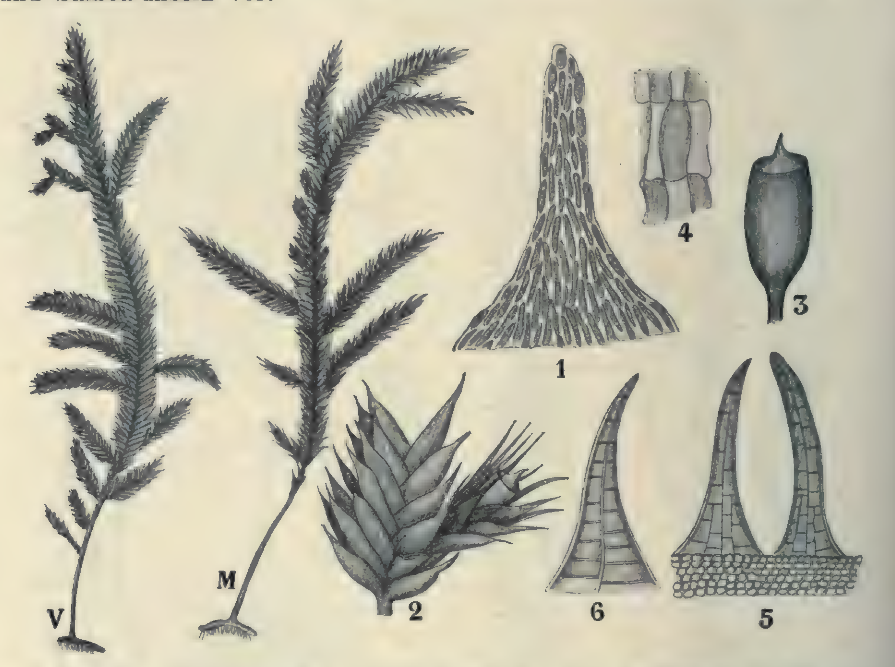


Fig. 246. Symphysodon vitianus SULLIV., nach BROTHERUS. V weibliche, M männliche Pflanze. 1 Blattspitze. 2 Fruchtast. 3 Kapsel. 4 Teil des Blattnetzes. 5, 6 Peristom.

Pterobryella (Fig. 247) hingegen hat einen kurzen, rhizomartigen, braunfilzigen Hauptstengel und bis 20 cm hohe, holzige, bis weit nach oben schwarze, mit Schuppen bedeckte, sekundäre Stengel, welche wiederholt fiederig verzweigt sind.

Die Blätter meistens dimorph, an den Aesten kleiner als an den Stengeln. Das Endostom reduziert zu einer niedrigen Basilarmembran mit sehr kurzen, stumpf abgerundeten Zähnen. Etwa 5 Arten wachsen an Bäumen auf den pazifischen Inseln, die abgebildete *P. praenitens* auf Lord Howe-Insel.

Garovaglieae.

Zu dieser Unterfamilie gehören meistens büschelig wachsende Pflanzen. Primäre Stengel meist kurz, sekundäre vielfach dichtgedrängt, selten locker, einfach oder spärlich geteilt, überhängend bis hängend. Von der

Basis oder nahe der Basis beblättert, meist mehr oder weniger komplanat. Blätter ohne Mittelrippe oder mit zwei undeutlichen, kurzen Rippen, selten auch mit deutlicher, einfacher Mittelrippe, meistens tief längsgrubig, selten querfaltig oder glatt. Kapsel eingesenkt oder sehr wenig emporgehoben. Calyptra mützen- bis selten kappenförmig, oft papillös. Peristom mehr oder weniger vollständig, tief inseriert. Exostom meist papillös, selten mit Lamellen (*Euptychium*). Endostom entweder rudimentär, mit sehr wenig entwickelter Basilarmembran und fadenförmigen Zähnen oder mehr entwickelt, mit kielfaltiger Grundhaut, gekielten Zähnen und rudimentären Cilien.



Fig. 247. Pterobryella praenitens HAMPE. 1 Habitus nach FEDERLEY, 2—5 nach BROTHERUS. 2 Blattbasis. 3 Astblatt. 4 Kapsel. 5 Peristom.

Hierher gehören: *Jaegerina* C. MÜLL., *Garovaglia* ENDL., *Endotrichella* C. MÜLL., *Euptychium* SCHIMP., *Loriella* C. MÜLL. = *Endotrichella*, wie FLEISCHER an Originalexemplaren nachwies.

Bei der Gattung *Garovaglia* sind die Hauptstengel sehr kurz, dicht braunfilzig, und die Zweige hängen nach unten oder stehen aufrecht. Die Zwergmännchen kommen nach Mitteilung FLEISCHERS auf den Blättern der ♀ Pflanzen vor. Es sind 14 Arten bekannt, die in Fig. 248 abgebildeten *G. Baeuerlenii* und *G. Micholizii* stammen aus Neu-Guinea.

Bei der Unterfamilie der

Trachylomeae

wachsen die Pflanzen herdenweise. Die sekundären Stengel sind stets baumartig verzweigt, der unverzweigte Teil trägt nur Blattschuppen. Laubblätter aus etwas asymmetrischer Basis flach, ohne Mittelrippe oder undeutlich zweirippig. Seta verlängert. Mütze kappenförmig, behaart. Peristom sehr lang und hygroskopisch. Exostom mit niedrigen Lamellen. Endostom mit schwach kielfaltiger, niedriger Basilarmembran und pfriemenförmigen, gekielten Zähnen. Cilien rudimentär.

Hierher nur ein Genus

Trachyloma.

Hierzu gehören 3 Arten, von denen das in Fig. 249 abgebildete *T. planifolium* auf Bäumen in Australien wächst.

Die Familie der

Pilotrichellaceae oder Meterioriaceae

schließt FLEISCHER an die *Pterobryaceae*, BROTHERUS an die *Trachypodaceae* an. Es sind diöcische, selten autöcische, schlanke bis fast kräftige, glänzende Pflanzen. Der Hauptstengel mehr oder weniger lang, kriechend, fadenförmig, spärlich und büschelig wurzelnd; die sekundären Stengel zahlreich, meistens lang und hängend, vielfach nicht oder schwach komplanat, meist entfernt gestellt, selten unregelmäßig fiederig verzweigt, ohne Paraphyllien. Die Blätter sind symmetrisch, oberwärts fein gesägt und ganzrandig, die Mittelrippe einfach, mehr oder weniger weit vor der Spitze aufhörend, auch wohl doppelt, sehr kurz oder fehlend. Blattzellen meistens lineär, bisweilen eng rhomboid oder elliptisch, glatt oder papillös, an der Basis lockerer, meist nicht gefärbt. Seta kurz oder sehr kurz, glatt, selten etwas rauh. Kapsel klein, meist regelmäßig oval oder verlängert. Peristom doppelt mit normal entwickelter Dorsalschicht der Zähne. Endostom normal.

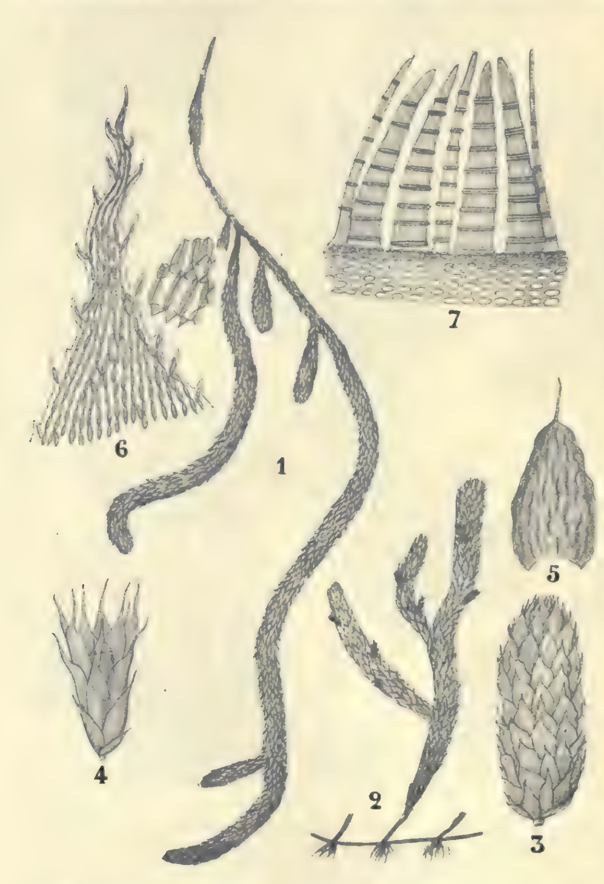


Fig. 248. Garovaglia Micholizii BROTH., nach BROTHERUS. 1 Habitus. 2 Garovaglia Baeuerlenii GEHEEB., Habitus. 3 Stengelstück in trocknem Zustande. 4 Sporogon und Perithecium. 5 Stengelblatt. 6 Blattspitze. 7 Peristom.

Etwa 18 Genera gehören hierher; viele *Squamidia* erinnern durch ihre eingesenkten Kapseln an *Garovaglia*. Sehr schön sind Arten, wie

Aerobryum speciosum DZ. et MB.,

deren lange sekundäre Zweige wie *Usnea* von den Zweigen der Urwaldbäume in Java herabhängen.

An die *Pterobryaceen* schließen wir nun weiter die Familie der

Neckeraceae s. str.

im FLEISCHERschen Sinne an.

Es gehören hierzu vielfach sehr kräftige, ansehnliche, lebhaft glänzende, baumartig bis fiederig verzweigte, bisweilen herabhängende, auf Bäumen oder Felsen wachsende Moose. Nur selten bilden sie flache, polsterartige Rasen. Sie sind in allen Zonen verbreitet, wachsen meistens in Gruppen oder herdenweise, in den Tropen gewöhnlich an Bäumen im feuchten Gebirgswalde und fallen durch ihre meist flache Beblätterung und ihren baumartigen Habitus auf. Sie haben stets einen langen, kriechenden,



Fig. 249. Trachyloma planifolium HOOKER, nach BROTHERUS. 1 Fruchtende Pflanze. 2 Stengelblatt. 3 Kapsel. 4 Blattbasis. 5 Peristom.

auf dem Substrat wurzelnden, primären Hauptstengel, der die fruktifizierenden, sekundären, gewöhnlich ziemlich entfernt stehenden Stengel trägt. Letztere sind verlängert, selten mit Paraphyllien versehen, wurzeln nie, sind aufrecht bis hängend, meistens mit ihren mehr oder weniger regelmäßig, ein- bis dreimal gefiederten Zweigen horizontal in einer Ebene ausgebreitet und mit einer Seite dem Lichte zugewendet.

Die Zweige sind oft peitschenartig verlängert. Die Blätter sind glatt oder querfaltig, selten leicht längsfaltig, alle oder nur die lateralen flach, selten radiär abstehend, meistens unsymmetrisch und dimorph, selten monomorph; aus gleich breiter oder verbreiterter bis geöhrter oder verschmälerter Blattbasis oval, abgestumpft bis zugespitzt, oft zungenförmig, stumpf, mit kurzer Spitze, oder in der Nähe der Spitze sehr groß, buchtig gezähnt, meistens an der Basis an einer Seite eingeschlagen.

Mittelrippe einfach, selten doppelt, dünn und kurz, auch wohl fehlend. Blattzellen meist glatt und getüpfelt, sehr selten an den Zellchen etwas papillös, klein, isodiametrisch bis lang-rhomboid, an der Spitze meistens rundlich bis rhomboid, an der Basis linear, an den Blättchen fast quadratisch, aber nie aufgeblasen, selten eine besondere Gruppe bildend, und im ganzen Blatte eng linear, prosenchymatisch.

Gametöcien stets an den sekundären Sprossen knospenförmig, die Andröcien meistens verlängert, knospenförmig. Perichätialzweige nie wurzelnd, kurz. Kapsel eingesenkt, dann ohne Stomata, oder auf kürzerer bis längerer Seta emporgehoben und mit phaneroporen Spaltöffnungen und Luftraum. Ring meistens nicht ausgebildet. Deckel kegelförmig bis geschnäbelt. Calyptra kappen-, selten mützenförmig, glatt oder behaart. Peristom nie besonders tief inseriert, stets doppelt, bisweilen auf einer niedrigen bis deutlich vorspringenden Basilarmembran. Zähne des Exostoms schmal lanzettlich, bisweilen in der Mittellinie durchbrochen, die Dorsalschicht mit Papillen oder gestreift, selten glatt. Ventralschicht mit niedrigen Lamellen, selten mit Leisten. Endostomzähne stets mit Kiellinie und oft in dieser zwischen den meist deutlichen Artikulationen durchbrochen. Cilien selten vorhanden, meistens fehlend.



Fig. 250. Aerobryum speciosum, nach Bryologia javanica. 1 Habitus. 2 Stengelstück. 3 Kapsel und Haube. 4 Entdeckelte Kapsel. 5 Peristom.

Zu dieser Familie gehören 2 Unterfamilien, und zwar erstens die

Neckereae.

Pflanzen weich, mehr oder weniger glänzend, selten in Rasen, meistens herden- oder gruppenweise. Primäre Stengel kriechend, sekundäre angedrückt oder schief aufgerichtet bis übergeneigt und herabhängend, meist unregelmäßig bis regelmäßig gefiedert verzweigt, selten baumartig; scheinbar bilateral beblättert, mehr oder weniger komplanat, selten radiär beblättert. Blätter dimorph, meistens querfaltig, selten glatt oder längs-

faltig, meist asymmetrisch, zungenförmig abgerundet oder oval-lanzettlich zugespitzt, selten an der Basis ohrförmig verbreitert, bisweilen kurz herablaufend, glatt. Mittelrippe schwach, selten bis über die Blattmitte reichend. Perichaetiumblätter verlängert, oft scheidenförmig. Kapsel eingesenkt oder emporgehoben, selten die Seta verlängert. Calyptra mützen- bis kappenförmig, bisweilen behaart. Peristom an der Mündung inseriert, mehr oder weniger vollständig, selten mit Vorperistom. Exostom papillös mit niedrigen Lamellen, selten glatt oder quergestreift und mit normalen Lamellen. Endostom auf meistens niedriger oder rudimentärer Basilarmembran. Zähne lanzettlich, oft in der Kiellinie durchbrochen, ohne Cilien, selten *Hypnum*-artig und mit Cilien.

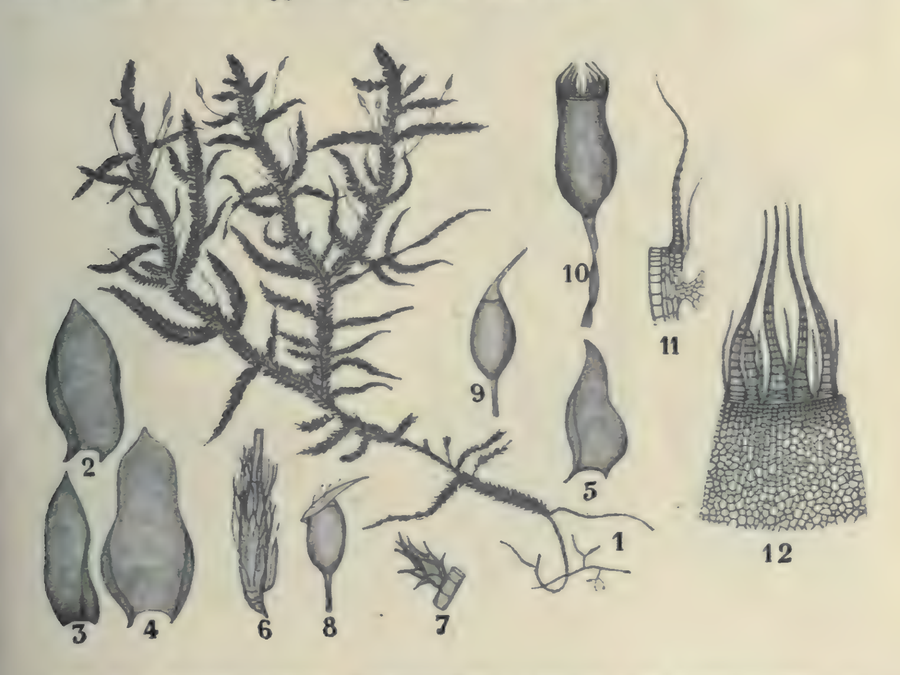


Fig. 251. Neckera crispa, nach SCHIMPER. 1 Habitus. 2—5 Blätter. 6 Gynoecium. 7 Androecium. 8—10 Kapseln. 11, 12 Peristom.

Es gehören hierher: *Calyptothecium* MITT., *Neckera* HEDW., *Bissetia* BROTH., *Baldwiniella* BROTH., *Homaliodendron* FLEISCH. und *Homalia* (Bryol. Europ.).

Zum Genus

Neckera

gehören autöcische oder diöcische, selten synöcische Pflanzen, welche in grünen, gelbgrünen oder braungelben, mehr oder weniger glänzenden Rasen wachsen.

Die Hauptstengel kriechen, sind büschelig bewurzelt, oft mit kleinblätterigen Stolonen versehen und haben mehr oder weniger verlängerte sekundäre Stengel, welche dicht beblättert sind, aufsteigen oder herabhängen, mehr oder weniger abgeflacht und einfach oder doppelt fiederig verzweigt sind.

Es sind nicht weniger als 127 Arten an Bäumen und Felsen aller Weltteile aus den gemäßigten und wärmeren Zonen der Erde bekannt.

Eine der bei uns häufigsten Arten, *Neckera crispa*, ist hier (Fig. 251) abgebildet, sie wird 10 bis 20, selten bis 30 cm lang.

Die Unterfamilie der

Thamnieae

enthält mehr oder weniger steife, meistens glanzlose, selten glänzende, stets herdenweise oder in Gruppen wachsende Pflanzen. Primäre Stengel stets kriechend, blattlos; sekundäre aufgerichtet, horizontal abstehend, selten aufrecht oder überhängend, unregelmäßig bis regelmäßig ein- bis dreimal fiederig verzweigt, meist baumförmig; an der Basis blattlos

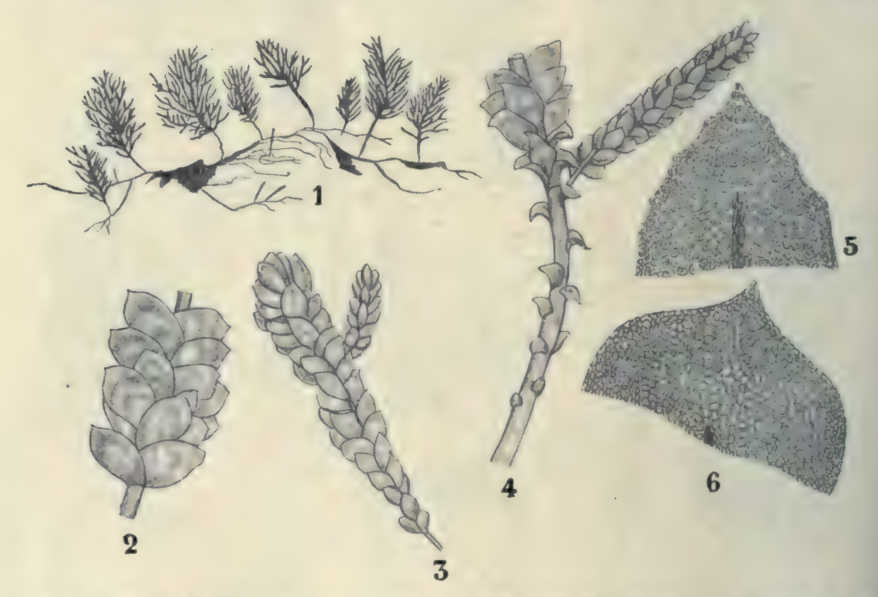


Fig. 252. Pinnatella mucronata, nach Bryologia javanica. 1 Habitus. 2—4 Stengelstücke. 5 Blattspitze. 6 Blattspitze von P. elegantissima MITT., nach BROTHERUS.

und unverzweigt. Blätter mehr oder weniger verschieden, meistens symmetrisch, oval bis zungenförmig, oft oberwärts großzähnig oder zugespitzt. Rippe oft kräftig, nie austretend, sehr selten dorsal als Dorn endigend. Blattzellen lang-rhomboid bis oval, oft rundlich, sehr selten papillös. Kapsel selten eingesenkt, meist emporgehoben. Seta oft verlängert, bisweilen rauh. Calyptra kappenförmig, selten behaart. Peristom an der Mündung oft auf einer niedrigen Basilarmembran inseriert. Exostom papillös mit niedrigen Lamellen oder quergestreift und normal mit engen Lamellen. Endostom auf niedriger bis höherer, kielfaltiger Basilarmembran. Zähne sehr selten fehlend, meistens schmal-lanzettlich, gekielt, durchbrochen, bisweilen leiterförmig oder, wie bei *Hypnum*, mit Cilien.

Hierher gehören: *Cryptoleptodon* REN. et CARD., *Leptodon* MOHR, *Pinnatella* (C. MÜLL.), *Porotrichum* BRID., *Thamnium* SCHIMP.

Von diesen schließt

Pinnatella (Fig. 252)

sich an *Neckera* an. Es sind dies schlanke bis sehr schlanke Pflänzchen von mehr oder weniger starrer Struktur, welche meist herdenweise wachsen und schmutzig bis dunkelgrün und glanzlos sind.

Der Hauptstengel ist lang, kriechend, mit Büschelchen von Wurzelhaaren befestigt, nicht oder mit kleinen Schuppen locker bedeckt und trägt sekundäre, mehr oder weniger fiederig, doppelt fiederig oder sogar bäumchenartig verzweigte Stengel.

Es gibt etwa 30 Arten auf Rinde, selten an Felsen, ausschließlich aus den wärmeren Teilen der Erde; sie scheinen nur selten zu fruktifizieren. Die abgebildete *P. mucronata* wächst auf Java; sie wurde früher zu *Neckera* gerechnet.

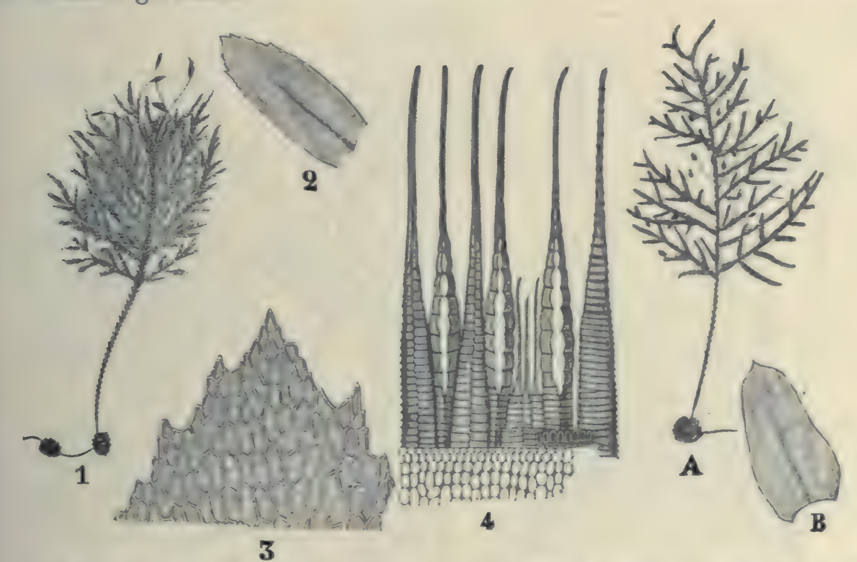


Fig. 253. I. Porotrichum plagiorhynchum Ren. et Card., nach Brotherus. 1 Habitus. 2 Astblatt. 3 Blattspitze. 4 Peristom. II. Thamnium ramosissimum Hampe, nach Brotherus. A Habitus. B Stengelblatt.

An *Pinnatella* schließt sich

Porotrichum (Fig. 253, I)

an, das mit seiner mehr bäumchenartigen Verzweigung den Uebergang zu *Thamnium* bildet. Es unterscheidet sich von *Pinnatella* u. a. dadurch, daß bei letzterer über dem Zelllumen eine sehr kleine Papille vorhanden ist, während diese bei *Porotrichum* meist fehlt, so daß die Zellwand also glatt ist. Das Genus umfaßt etwa 50 Arten, welche in den wärmeren Teilen von Asien, Afrika und Amerika an Bäumen wachsen. Das abgebildete *P. plagiorhynchum* wächst in Costarica.

Das Genus

Thamnium (Fig. 253, II und Fig. 254)

ist sehr nahe mit *Porotrichum* verwandt, wie ein Vergleich der Abbildung von *Th. ramosissimum* mit *Porotrichum plagiorhynchum* (siehe oben) sofort

zeigt. Aber auch diese *Thamnium*-Art gehört zur Sektion *Pseudoporotrichum,* welche sich besonders durch die aufrechte Kapsel von der Sektion *Euthamnium* mit geneigter bis horizontaler Kapsel unterscheidet. Zu letzterer gehört eines der schönsten europäischen Moose, das unten abgebildete *Thamnium alopecurum.*

An die *Neckeraceen* können wir die Familie der

Lembophyllaceen

anschließen, deren Gattung *Lembophyllum* an gewisse *Neckera*-Arten angeschlossen werden kann, an diese Gattung wieder *Camptochaete* und daran *Isothecium,* welches von vielen schon den *Hypnaceen* zugerechnet wird, so daß wir also schon den Anschluß an die *Hypnaceen* erreichen.

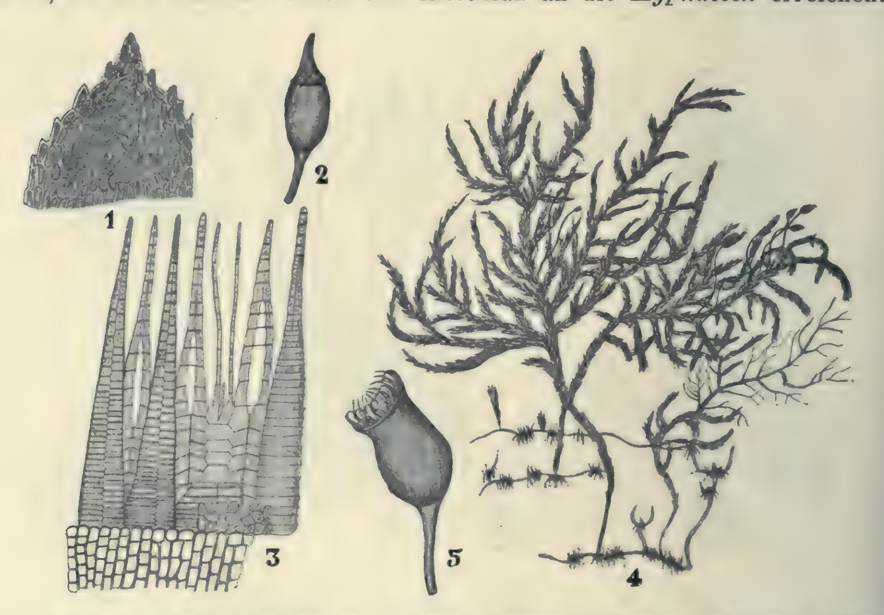


Fig. 254. I. Thamnium ramosissimum HAMPE. 1 Blattspitze. 2 Kapsel. 3 Peristom. II. Thamnium alopecurum. 4 Habitusbild. 5 Kapsel.

Die *Lembophyllaceen* sind diöcische oder pseudautöcische Moose mit beiderlei Gametöcien an sekundären Stengeln und deren Zweigen. Paraphysen in beiden vorhanden. Es sind schlanke bis kräftige, starre, mehr oder weniger glänzende Pflanzen. Hauptstengel stoloniform, mehr oder weniger lang, kriechend, mit Büschelchen von Rhizoiden, bis braunfilzig. Sekundäre Stengel aufrecht, aufsteigend oder niederliegend, bisweilen stolonenartig verlängert und an der Spitze wurzelnd, rund oder komplanat beblättert, meistens baumartig verzweigt, mit fiederartigen Aesten, bisweilen unregelmäßig fiederig verzweigt, ohne oder mit sehr spärlichen blattartigen Paraphyllien. Stengel im Querschnitt meistens rund, Grundgewebe locker, die äußeren Zellen stark verdickt. Schuppenblätter klein, zart und ohne Rippe. Laubblätter symmetrisch, hohl bis löffelartig hohl, glatt, länglichoval oder verkehrt länglichoval, auch wohl fast kreisrund bis sogar quer breiter, mit oberwärts kleingesägtem oder gezacktem Rande. Mittelrippe doppelt oder fehlend, selten einfach, in der Mitte des

Blattes aufhörend. Zellen glatt oder oberwärts papillös, verdickt, meist prosenchymatisch, mit geschlängeltem Lumen, selten parenchymatisch-rhombisch, in den Blattflügeln klein, rund oder quadratisch, chlorophyllreich, an der Blattbasis nicht gefärbt. Kapsel emporgehoben, glatt, aufrecht regelmäßig oder geneigt bis horizontal unregelmäßig, in trocknem Zustande bisweilen schwach gekrümmt. Stomata spärlich im Halsteile. Peristom doppelt, mit normal entwickelter, oft quergestreifter Dorsalschicht, ohne Vorperistom, mit normal entwickelten Lamellen und normalem Endostom, mit weit vorspringender Basilarmembran, breiten Zähnen und meistens gut entwickelten Cilien. Haube kappenförmig, nackt.

Hierher gehören: *Isothecium, Dolichomitra, Camptochaete* und *Lembophyllum.*



Fig. 255. I. Lembophyllum cochlearifolium Sw., nach BROTHERUS. 1 Habitus. 2 Stengelblatt. 3 Aestchen. 4 Blattspitze. 5 Blattbasis. II. Isothecium viviparum NECK., nach LIMPRICHT und BROTHERUS. 6 Habitus. 7 Peristom. 8 Blattspitze. 9 Blattbasis.

Zum Genus

Lembophyllum (Fig. 255, I)

gehören autöcische Moose.

Die männlichen Pflänzchen nisten, nach WILSON, auf oder zwischen den Blättern der fertilen Stengel, sind also Zwergmännchen. Es sind übrigens schlanke bis ziemlich kräftige, starre, mehr oder weniger lockerrasige, grüne oder gelbgrüne, später bisweilen bräunlichgelbe, mehr oder weniger glänzende Pflanzen. Die Hauptstengel stoloniform, mit schuppigen, an den älteren Teilen zerstörten Blättern dicht besetzt, hie und da mit Rhizoidenbüscheln. Sekundäre Stengel niederliegend oder bogenförmig aufsteigend, stolonenartig verlängert und an der Spitze wurzelnd, dicht und allseitig beblättert, mehr oder weniger regelmäßig fiederig verzweigt, mit kurzen, abstehenden, oft gekrümmten, stumpfen oder kurz-, nie

peitschenförmig zugespitzten Zweigen. Untere Blätter klein, obere viel größer, löffelartig hohl, in trocknem Zustande dachziegelig angedrückt, in feuchtem mehr oder weniger abstehend, fast kreisrund oder in der Mitte am breitesten, mit hohlen Blattflügeln, stumpf oder abgerundet, und mit kleiner, flacher, bisweilen breiter, doch undeutlich begrenzter, vor der Blattmitte aufhörender oder sogar fehlender Mittelrippe.

Es gehören hierher 8 Arten, welche ausschließlich auf der südlichen Halbkugel an Bäumen wachsen. Das abgebildete *A. cochlearifolium* wächst in Neuseeland. An *Lembophyllum* läßt sich leicht

Isothecium (Fig. 255, II)

anschließen, wie die Abbildung des in Europa häufigen *I. viviparum* auf den ersten Blick zeigt. Das Genus enthält 19 Arten, welche an Baumstämmen und Felsen in der gemäßigten Zone der nördlichen Halbkugel vorkommen. •Kapsel aufrecht und symmetrisch.

An *Isothecium* können wir dann die größte Moosfamilie, die der

Hypnaceen

anschließen. Die hierher gehörigen Arten zeigen sehr verschiedenen Habitus, sind aber alle typisch pleurocarp. Die Rasen sind meistens groß und verwebt, locker oder dicht, flach oder tief bis polsterförmig, selten flutend, bisweilen auch wachsen sie gesellig, ohne Rasen zu bilden, oder stehen hier und dort zwischen anderen Moosen. Hauptstengel meistens holzig und gefärbt, oft stoloniform, kriechend und reichlich wurzelnd, niederliegend und spärlich wurzelhaarig oder aufsteigend bis aufrecht und kaum oder nicht wurzelnd, meistens unregelmäßig geteilt, selten Stolonen und Paraphyllien entwickelnd, stets mehr oder weniger, meistens einfach gefiedert, selten fast ohne Zweige. Zweige aufgerichtet oder in der Ebene des Stengels ausgebreitet, kurz, spitz, bisweilen am Ende hakenförmig, in bei weitem den meisten Fällen allseitig beblättert, selten durch scheinbar zweizeilige Blattstellung flach. Stengel im Querschnitt allermeist abgerundet, fünfeckig oder rund, selten oval oder dreieckig. Zentralstrang klein- oder armzellig, verkümmert bis fehlend. Grundgewebe locker und getüpfelt; Rinde meistens aus kleinen, substereïden, gelb- bis rotgefärbten Zellen gebildet. Blätter bei den meisten Arten mit stolonenartigem Hauptstengel, in Laubblätter und Schuppen gesondert, bei den übrigen: Stengel und Astblätter gleich. Alle Blätter meistens glänzend, mehrreihig, allseitig aufgerichtet-abstehend bis anliegend, selten dachziegelig, oft ein- oder zweiseitswendig, bis mehr oder weniger sichelförmig, nie rund, meistens scharf bis pfriemenförmig zugespitzt, selten stumpf, bisweilen längsfaltig, selten querwellig, mit wenigen Ausnahmen auf beiden Blattflächen glatt, am Blattrande nie deutlich gesäumt oder wulstig, allermeist gezähnt bis gesägt, meist flachrandig; an den oft eingedrückten, selten geöhrten Blattflügeln mehr oder weniger weit herablaufend. Mittelrippe stets aus gleichwertigen Zellen gebildet, meistens dünn und kurz, einfach, doppelt, gegabelt oder fehlend, selten kräftig und bis zur Spitze reichend.

Blattzellen eng, prosenchymatisch, linear oder wurmförmig gebogen, glatt, nie papillös, an den basalen Blättchen eine mehr oder weniger gut begrenzte Gruppe von rund- oder oval vier- bis sechsseitigen, erweiterten, meistens hyalinen, selten grünen Blattflügelzellen.

Ein- und zweihäusig, selten polygam oder pseudomonöcisch. Gametöcien vielblätterig, meistens stengelständig, selten stengel- und astständig oder nur astständig. Gewöhnlich in beiderlei Gametöcien Paraphysen vorhanden.

Perichätialzweige bei den Arten mit kriechendem Stengel meistens wurzelnd. Seta verlängert, trocken, meistens gedreht. Kapsel geneigt bis horizontal, symmetrisch, hochrückig und gekrümmt. Hals wenig entwickelt, meist mit funktionslosen Spaltöffnungen. Assimilationsgewebe meistens auf die Basis der Kapsel beschränkt. Sporensack vielfach kurzgestielt und mit engem Luftraum. Haube eng, kappenförmig, nackt, selten mit einzelnen Haaren, meistens vergänglich. Peristom doppelt, beide gleich lang. Die 16 Zähne des Exostoms nach dem Typus der *Diplolepideen* gebaut, meistens an der Basis verschmolzen, selten gesondert, vielfach stark hygroskopisch, lanzettlich bis pfriemenförmig, gelb, braunrot bis purpurn, die Spitze weißlich; dorsale Längslinie zickzackförmig. Endostom frei, 16-kielfaltig, die 16 Zähne mit denen des Exostoms alternierend, Cilien (2—4) meistens vollkommen fadenförmig, knotig oder mit Anhängseln, selten rudimentär oder fehlend.

Zu den *Hypnaceen* bringt Limpricht 3 Gruppen: die *Isothecieae*, die *Brachythecieae* und die *Hypneae*. Die Gruppe der *Isothecieae* ist eine unnatürliche Abteilung. *Isothecium* gehört, wie wir sahen, zu den *Lembophyllaceen*, *Climacium* erhält wohl am besten einen Platz in der von Brotherus aufgestellten Familie der *Climaciaceae*, welche mit den *Fontinalaceen* verwandt ist. Nach Löske ist die systematische Stellung der Genera *Platygyrium*, *Pylaisia*, *Orthothecium* und *Entodon* noch unsicher, und wir müssen die *Brachythecieae* an die *Lembophyllaceen* anschließen.

Wir unterscheiden also bei den *Hypnaceen* zwei Unterfamilien, die *Brachythecieae* und die *Hypneae*. Da es jedoch nicht möglich ist, mehr als einen sehr geringen Bruchteil dieser Gruppe zu behandeln, beschränke ich mich auf die Besprechung einiger weniger europäischer Repräsentanten.

Die zwei Unterfamilien lassen sich in folgender Weise unterscheiden:

I. Seta meist rauh. Kapsel kurz, meist hochrückig, eiförmig, wenig gekrümmt. Deckel oft geschnäbelt. Hauptstengel meist kriechend, oft stoloniform. Blätter meistens dimorph . . . . *Brachythecieae*

II. Seta glatt. Kapsel verlängert, meist lang-zylindrisch, trocken und leer, gewöhnlich stark gekrümmt. Stolonen fehlend. Stengel- und Astblätter gleich . . . . *Hypneae*

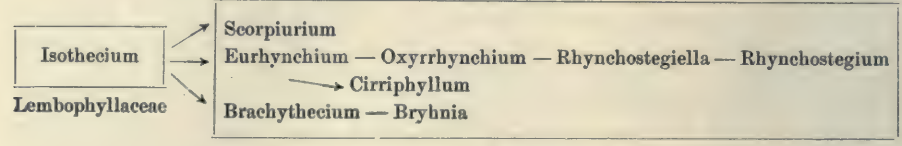
Zur Unterfamilie der

Brachythecieae

bringt Limpricht u. a. noch *Thamnium*, welches jetzt den *Neckeraceen* zugerechnet wird, und *Myurium*, welches z. B. nach Fleischer zu den *Pterobryaceen* gehört. Nach Löske (zur Systematik der europäischen Brachythecien) müssen wir den Anschluß der *Brachythecieae* bei den *Lembophyllaceen* suchen und die Unterfamilie der *Brachythecieae* anders begrenzen als Limpricht dies tat. Nach ihm gehören zu den eigentlichen *Brachythecieae* die Genera: *Scorpiurium*, *Eurhynchium*, *Oxyrrhynchium*, *Rhynchostegium*, *Rhynchostegiella*, *Cirriphyllum* (Synonym: *Para-*

myurium Warnstorff), *Brachythecium* und *Bryhnia*. *Eurhynchium* schließt sich mittels *E. striatulum* an *Isothecium myosuroides* an.

Wir können also folgende Reihen aufstellen:



Das Genus

Scorpiurium Schimp.

hat mit *Eurhynchium* und *Brachythecium* einen gemeinsamen Ursprung. Zu *Scorpiurium* gehören aus der europäischen Flora *Scorp. circinatum* (Brid.) Fleischer et Löske und *Scorp. deflexifolium* (Solms) Fl. et Lsk.

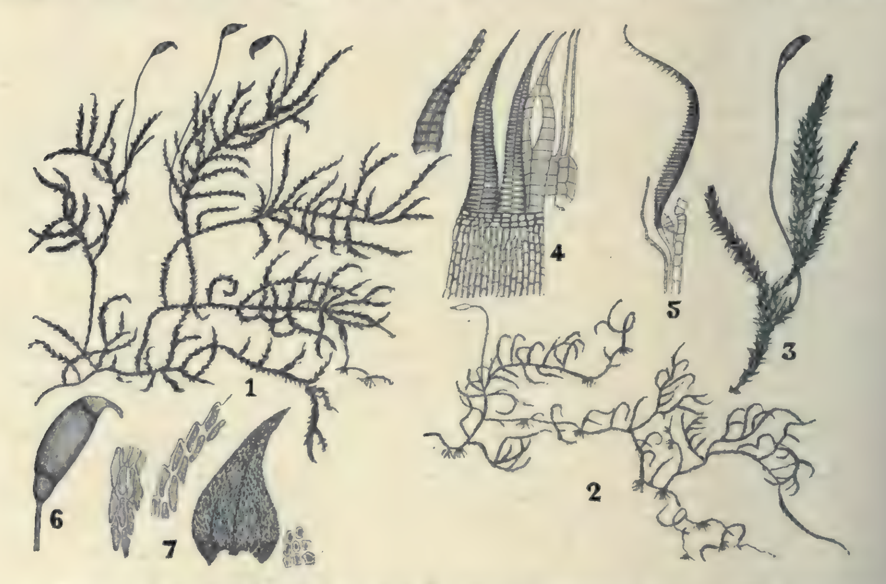


Fig. 256. Scorpiurium circinatum (Brid.) Fleischer et Löske, nach Schimper. 1, 2 Habitusbilder. 3 Fruchtast. 4, 5 Peristom. 6 Kapsel. 7 Blatt.

Dieses Genus wurde von Schimper auf *Hypnum deflexifolium* gegründet, welches von ihm in *Scorpiurium rivale* umgetauft wurde. Das Moos wurde von Solms am Berge Foya in Algarbien entdeckt und ist später vielfach in den Pyrenäen, in Frankreich und in Algarbien gefunden worden. Es wächst an periodisch bespülten Steinen und Felsen, in Bächen und Strömen. Von Limpricht wird es zu *Eurhynchium circinatum* als Varietät gebracht, welche Art aber nach Fleischer und Löske gleichfalls ein *Scorpiurium* ist, und zwar *Scorp. circinatum*.

Wir haben also zwei nahe verwandte Arten: *Sc. circinatum* (Brid.) Fl. et Lsk. und *Sc. deflexifolium* Solms, welche von Limpricht nur als zwei Varietäten derselben Art betrachtet werden. Erstere Art lebt am nackten Boden im Mittelmeergebiet, letztere ist ein Wassermoos,

das habituell an *Amblystegium fluviatile* erinnert. Beide Arten unterscheiden sich von *Eurhynchium* durch die sehr großen Blattflügelzellen.

An *Isothecium* schließt sich weiter sehr nahe an:

Eurhynchium striatulum Schimp. (Fig. 257),

welches denn auch von Anfängern oft mit *Isothecium myosuroides* (Dill.) L. verwechselt wird. Kräftige Exemplare gleichen auch wohl *Eur. velutinoides* oder *Brachythecium populeum.* Die Art kommt in Italien und in den Pyrenäen vor. Mit ihr gelangen wir zum eigentlichen Genus

Eurhynchium (Fig. 258),

zu welchem die Formenreihen: *meridionale, striatum, euchloron, Stokesii, strigosum, diversifolium* und *Schleicheri* gehören.

Alle diese *Eurhynchia* sind durch die glatte Seta charakterisiert. Eine Ausnahme macht bloß *E. Schleicheri*, wodurch diese Art den Uebergang zum Genus

Oxyrrhynchium (Fig. 259)

darstellt. Dieses Genus wurde früher von Schimper als ein Subgenus von *Eurhynchium* betrachtet, durch den Besitz einer rauhen Seta gekennzeichnet. Dazu gehören *O. praelongum* (Hedw.) Wtf., *O. hians* (Hedw.) Lsk., *O. atrovirens* (Sw.) Lsk., *O. speciosum* (Brid.) Wtf. und *O. rusciforme* (Nech.) Wtf.

Fig. 257. Eurhynchium striatulum Schimp., nach Schimper. 1 Habitus. 2 Gynoecium. 3—5 Peristom. 6, 7 Blätter. 8 Fruchtast.

Zwischen *Oxyrrhynchium* und *Rhynchostegiella* bildet *Eurhynchium pumilum* einen sehr deutlichen Uebergang und wird wohl am besten schon letzterem Genus zugerechnet.

Es gehören also zu

Rhynchostegiella (Bryol. Europ.) Limpr. (Fig. 260)

Rh. pallidirostris (A. Braun) Lsk. = (*Eurhynchium pumilum* [Wils.] Schimp.). *Rhynchostegiella densa* (Milde) Lsk. = (*Brachythecium dense* Milde) und die Limprichtschen Arten dieses Genus. Es ist durch den Besitz eines Zentralstranges, einer einfachen Mittelrippe, sowie

durch die nur wenig von den übrigen Zellen der Blattbasis verschiedenen Blattflügelzellen und durch zweizellige Stomata charakterisiert. Während es diese Eigenschaften mit dem Genus *Rhynchostegium*

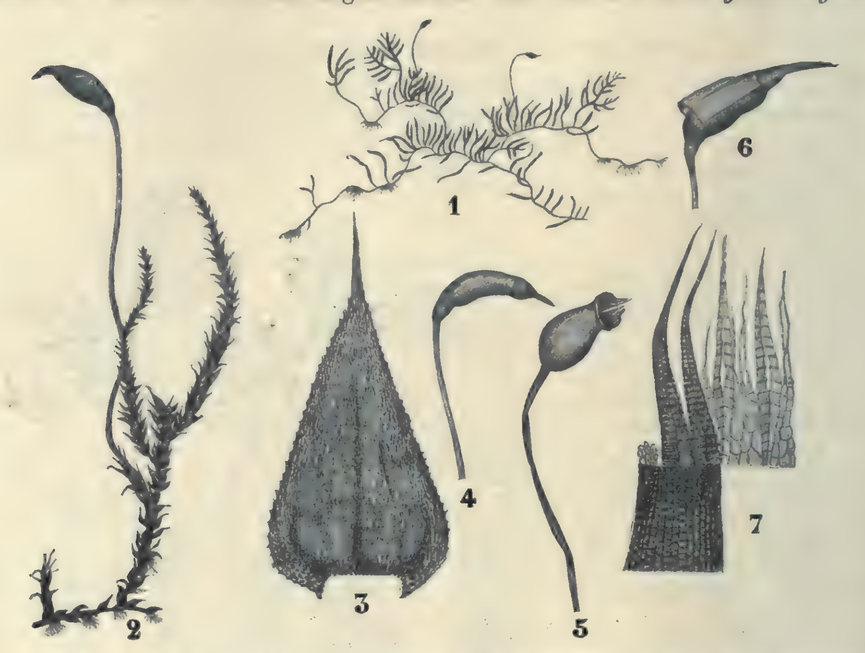


Fig. 258. Eurhynchium strigosum, nach SCHIMPER. 1 Habitus. 2 Fruchtast. 3 Blatt. 4—6 Kapseln. 7 Peristom.

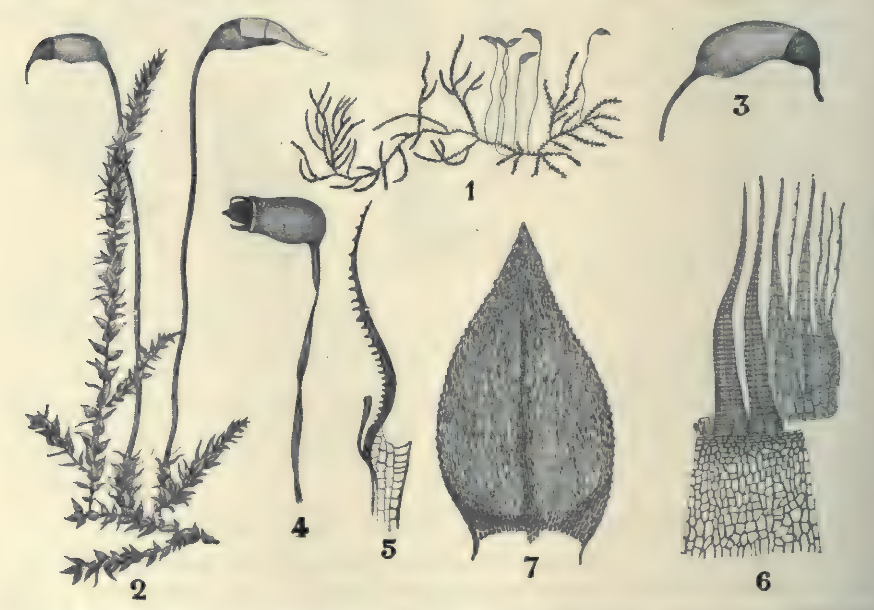


Fig. 259. Oxyrrhynchium praelongum, nach SCHIMPER. 1 Habitus. 2 Fruchtast. 3, 4 Kapseln. 5, 6 Peristom. 7 Blatt.

gemein hat, sind folgende nur *Rhynchostegiella* eigen: Blätter schmal, lang-lanzettlich, nicht oder kaum herablaufend, Basalzellen nicht erweitert. Epidermiszellen kollenchymatisch, Seta gekrümmt und meistens warzig. Die abgebildete *Rh. pallidirostris*, welche unter Sträuchern, auf Acker- und Gartenland, auf beschatteten Steinen hier und da in West-Deutschland vorkommt, mag dies illustrieren. An *Rhynchostegiella* schließt sich das Genus

Rhynchostegium (Fig. 261),

wozu *Rh. hercynicum, Rh. confertum, Rh. murale, Rh. megapolitanum* und *Rh. rotundifolium* gehören, durch erstgenannte Art an.

Es unterscheidet sich von *Rhynchostegiella* durch die eiförmigen bis langeiförmigen herablaufenden Blätter mit lockeren Basalzellen. Auch



Fig. 260. Rhynchostegiella pallidirostris, nach SCHIMPER. 1, 2 Habitus. 3—5 Kapsel.

sind die Epidermiszellen nicht kollenchymatisch. und die Seta ist gerade und glatt. Das abgebildete *Rh. confertum* ist an Steinen, an nassen Mauern und in Brunnen häufig.

Das Genus

Cirriphyllum (Fig. 262)

stellt wohl einen aus *Eurhynchium* hervorgegangenen Seitenzweig des gemeinsamen *Eurhynchium*-Stammes dar. Zu dieser Gattung gehören: *C. plumosum* (SW.) LSK. et FL., *C. populeum* (HEDW.) LSK. et FL., *C. amoenum* (MILDE) LSK. et FL. (bis jetzt auch als *Brachythecien* betrachtet), *C. crassinervium* (TAYLOR) LSK. et FL., *C. germanicum* (GREBE) LSK. et FL., *C. Vaucheri* (Bryol. Europ. ex. p.) LSK. et FL., *C. cirrhosum* (SCHWGR.) GROUT, *C. piliferum* (SCHREB.) GROUT, alle früher zu *Eurhynchium* gebracht.

Dieses Genus *Cirriphyllum* wird von WARNSTORFF u. a. *Paramyurium* genannt, welcher Name aber, da *Cyrriphyllum* älter ist, nicht

gelten darf. Das Genus ist charakterisiert durch ei- bis langeiförmige, sehr hohle, schnell bis plötzlich in eine kurze oder längere, lanzettliche bis haarförmige Spitze auslaufende Blätter, welche meist gedrängt



Fig. 261. Rhynchostegium confertum, nach SCHIMPER. 1, 2 Habitus. 3, 4 Kapsel. 5, 6 Peristom.

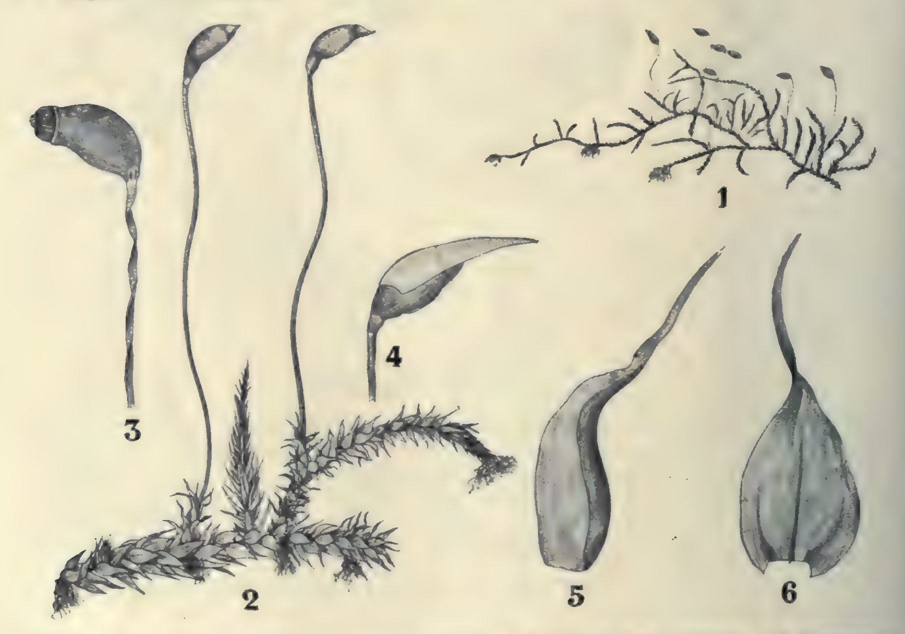


Fig. 262. Cirriphyllum populeum (HEDW.) LÖSKE et FLEISCHER, nach SCHIMPER. 1, 2 Habitus. 3, 4 Kapsel. 5, 6 Blätter.

stehen, sich dachziegelig decken und infolgedessen oft kätzchenähnlich aussehen. Die Seta ist rauh, Form und Bau von Kapsel und Peristom wie bei *Eurhynchium.*

Das abgebildete *C. populeum* zeigt diese Merkmale ausgezeichnet. Der dritte Stamm der *Brachythecieae,* welcher aus *Isothecium* entspringt, fängt mit dem eigentlichen Genus

Brachythecium

an. Es ist charakterisiert durch die kegelförmige oder kurz geschnäbelte Kapsel, die kurze Urne, die erweiterten Blattflügelzellen und durch eine ganze Menge fast undefinierbarer Eigenschaften, welche nach einiger

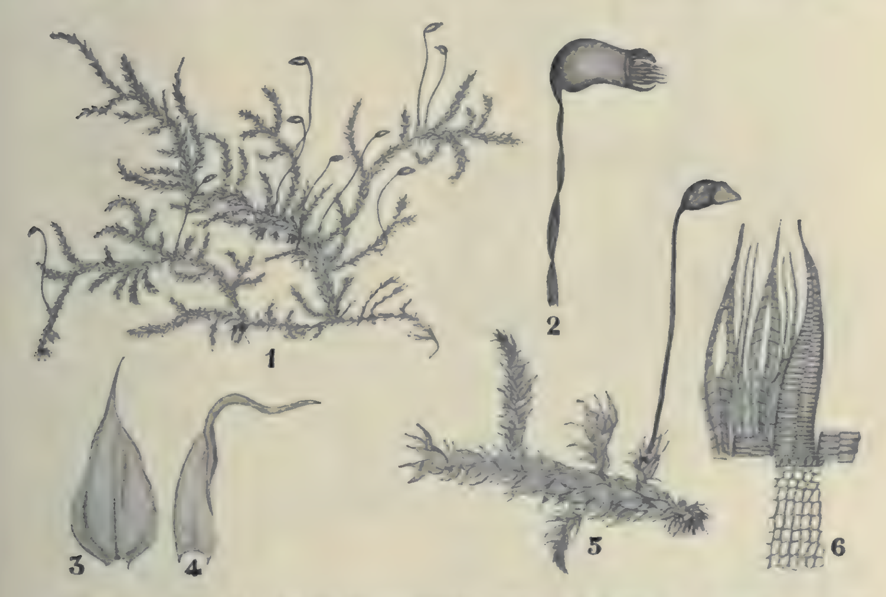


Fig. 263. Brachythecium salebrosum, nach SCHIMPER. 1 Habitus. 2 Kapsel. 3, 4 Blätter. 5 Fruchtast. 6 Peristom.

Uebung dieses Genus als ein sehr natürliches erkennen lassen. Es läßt sich in drei Subgenera zerlegen, nämlich in:

Salebrosum (Fig. 263),

gekennzeichnet durch seinen Habitus, welcher auf den lanzettlich langzugespitzten, angedrückten, mehr oder weniger ganzrandigen Blättern beruht, und die glatte oder fast glatte Seta. Es gehören hierher: *B. laetum, cylindroides, Rotheanum, vineale, sericeum, jucundum, salebrosum, Mildeanum, turgidum, albicans, tauriscorum, gloreosum, rugulosum, campestre* und *lanceolatum.*

Eubrachythecium (Fig. 264)

mit breit-eiförmigen, herablaufenden, meist nach der Spitze hin gesägten Blättern und rauher oder wenigstens oberwärts rauher Seta.

Es gehören hierher: *B. rutabulum, ligusticum, rivulare, ambiguum, latifolium, curtum, Ryani, glaciale, Starkei, tromsoënse* und *reflexum.* Das

abgebildete *B. rutabulum* macht die Unterschiede von dem vorigen Genus wohl klar.

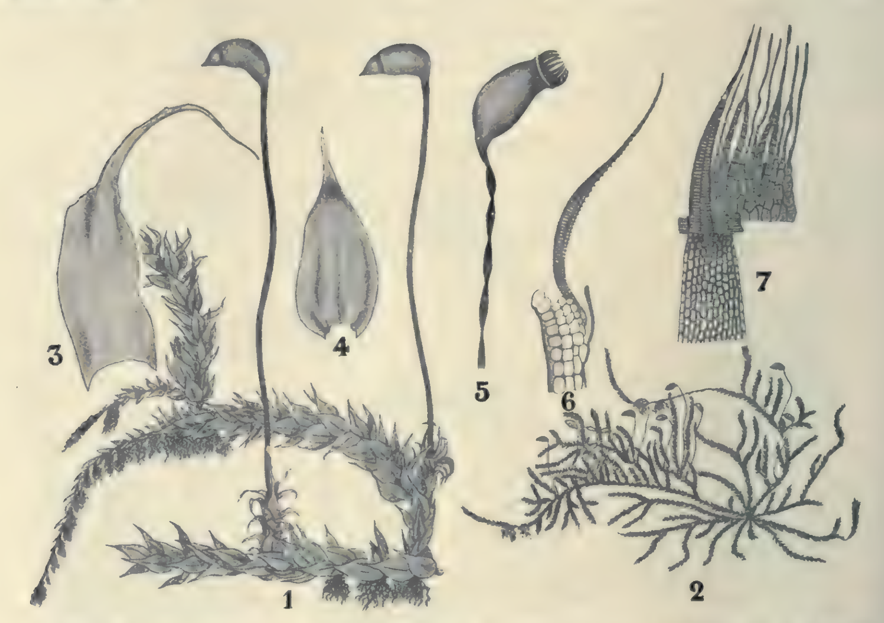


Fig. 264. Brachythecium rutabulum, nach SCHIMPER. 1, 2 Habitus. 3, 4 Blätter. 5 Kapsel. 6, 7 Peristom.

BRACHYTHECIUM VELUTINUM

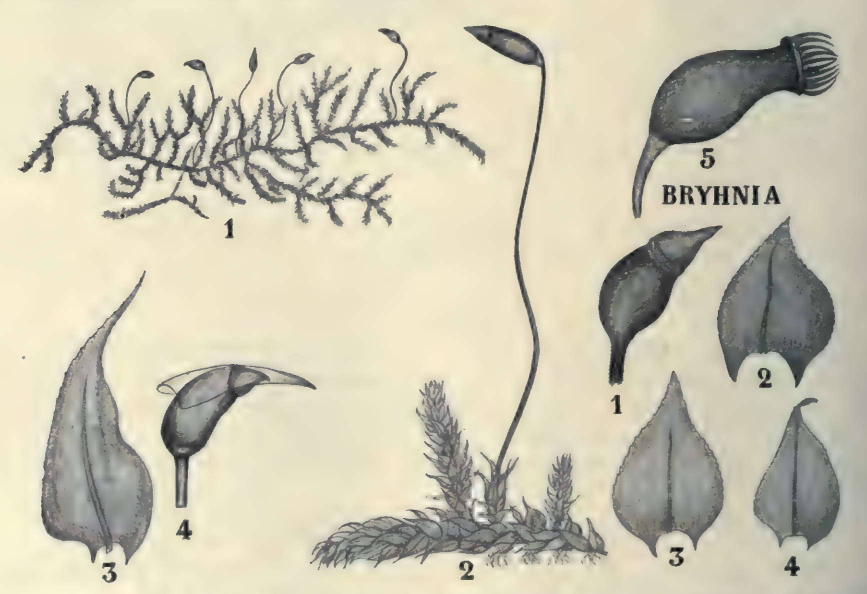


Fig. 265. I. Brachythecium velutinum, nach SCHIMPER. 1 Habitus. 2 Fruchtast. 3 Blatt. 4, 5 Kapsel. II. Bryhnia scabrida, nach LIMPRICHT. 1 Kapsel. 2—4 Blätter.

Velutinum (Fig. 265, I),

gekennzeichnet durch die schmal-eilanzettlichen, kaum herablaufenden, oft nicht faltigen Blätter und durch die sehr rauhe Seta. Hierher gehören *B. velutinum*, *vagans*, *salicinum*, *olympicum* und *brachypodium*, während die Stellung von *B. collinum* und *B. erythrorhizum* noch zweifelhaft ist. Nebenstehende Abbildung von *B. velutinum* zeigt dies wohl.

An *Brachythecium* schließt sich dann weiter die Gattung

Bryhnia (Fig. 265, II)

mit den Arten *scabrida* und *Novae-Angliae* an. Sie ist durch den geschnäbelten Deckel, die nicht faltigen Blätter und die rauhe Seta charakterisiert, schließt sich also an das Subgenus *Velutinum* von *Brachythecium* an; vielleicht kann es sogar noch damit vereinigt werden, denn einigermaßen geschnäbelte *Brachythecien* gibt es auch.



Fig. 266. Hypnum cupressiforme, nach SCHIMPER. 1 Habitus. 2—3 Kapsel. 4, 5 Peristom.

An die *Brachythecien* können wir die Unterfamilie der

Hypneae

anschließen. *Hyocomium* führt z. B. von den *Eu-Eurhynchien* zu den Gattungen *Hylocomium* und *Rhytiadelphus*, zu welcher Reihe auch wohl *Ptilium* und *Ctenidium* gehören. Unser *Hypnum Schreberi* ist nach den Untersuchungen LÖSKES mit den *Hylocomien* verwandt.

Die alte Einteilung der *Hypneae*, wie wir sie z. B. bei LIMPRICHT finden, in *Plagiothecium*, *Amblystegium*, *Hypnum* und *Hylocomium* wird von vielen als ungenügend angesehen.

So finden wir bei WARNSTORFF die Genera: *Isopterygium*, *Plagiothecium*, *Serpoleskea*, *Amblystegium*, *Leptodictyum*, *Hygroamblystegium*, *Chrysohypnum*, *Cratoneuron*, *Rhytiadelphus*, *Rhytidium*, *Hylocomium*, *Ctenidium*, *Ptilium*, *Stereodon*, *Hypnum*, *Calliergon*, *Drepanocladus* und *Hygrohypnum*.

Vielen aber geht sogar diese Zersplitterung noch nicht weit genug; so zerlegt LÖSKE das Genus *Drepanocladus* in die Genera: *Sanionia, Limprichtia, Warnstorffia, Drepanocladus* MÜLL. ex. p. *Pseudocalliergon* und *Scorpidium.*

Während also einerseits eine starke Neigung zur Bildung mehrerer Gattungen besteht, meinen andere, daß man darin viel zu weit geht. So sind z. B. für MÖNCKEMEYER *Harpidium* und *Drepanocladus* bloß Sektionen von *Hypnum.* Was für die Genera gilt, gilt in noch höherem Grade für die Arten. Viel hängt davon ab, ob man irgendeine Form sofort als neue Art oder als Biaiometamorphose auffaßt. Mit Recht bemerkt LÖSKE in seiner Schrift „*Drepanocladus,* eine biologische Mischgattung" (Hedwigia, Bd. 46, S. 300), daß das Peristom, welches bei den



Fig. 267. I. (links) Hypnum crista-castrense, Habitus, nach SCHIMPER. II. (rechts) Hypnum aduncum, Habitus, nach SCHIMPER.

niedrigern Moosgruppen wichtige Verschiedenheiten zeigt, bei den höheren sehr einförmig wird, so daß die Peristome eines *Thuidium*, eines *Amblystegium*, eines *Brachythecium*, eines *Calliergon*, eines *Hylocomium* oder irgendeiner anderen *Hypnaceen*-Gattung sich verzweifelt ähnlich sehen.

Er versucht dies durch die Annahme zu erklären, daß das Sporogon seine höchste Entwickelung schon erreicht hatte, als die höheren Moose die Entwickelung ihrer vegetativen Teile noch nicht beendet hatten und auch wohl nie beenden werden, infolge der stets nötigen Anpassung an die sehr verschiedenen Lebensbedingungen.

Offenbar sind nun die *Hypneen* der Jetztzeit in voller vegetativer Entwickelung begriffen; daher die vielen Formen, welche man nun eifrig untersucht. Dabei ist es meines Erachtens von größter Wichtigkeit, daß man lerne, die unwesentlichen Formen, die nicht erblichen Biaiometamorphosen von den erblichen zu unterscheiden.

Man scheint jetzt durch die Untersuchungen von MÖNCKEMEYER, LÖSKE, WARNSTORFF und anderen auf gutem Wege zu sein, aber es ist in dieser Hinsicht noch so wenig bekannt und über dieses Wenige sind die Meinungen noch so geteilt, daß ich glaube besser zu tun, die *Hypneen* nicht weiter zu behandeln. Jede Flora kann Ihnen einen Eindruck von den hierher gehörigen Formen geben und zeigt zugleich, wie verschieden die Auffassungen über ihre Systematik noch sind.

Bevor wir nun zur Besprechung der *Diploidales* schreiten, seien noch ein paar Bemerkungen allgemeiner Art gemacht. Sehr eigentümlich sind die Resultate, zu denen Herr Dr. VAN LEEUWEN und Fräulein Dr. REYNVAAN bei der cytologischen Untersuchung von *Polytrichum* gelangt sind, sie werden aber besser in Verbindung mit der Frage nach der Berechtigung unserer Annahme einer allgemeinen Existenz einer x- und 2x-Generation im Anfang der nächsten Vorlesung besprochen.

Sehr merkwürdige Versuche wurden auch von EL. und EM. MARCHAL angestellt und in einem Artikel: Aposporie et sexualité chez les Mousses in Bull. de l'Ac. Roy. de Belgique, No. 7, 1907, beschrieben.

Sie stellten sich die Frage, inwieweit ein sekundäres, aus einer Zelle der 2x-Generation hervorgegangenes Protonema sich von einem primären, aus der Spore hervorgegangenen unterscheide. Dazu verwendeten sie *Bryum caespitosum*, eine rein diöcische Form, deren primäre Protonemata entweder rein männlich oder rein weiblich sind.

Es stellte sich nun heraus, daß ein sekundäres, aus einer Zelle der 2x-Generation hervorgegangenes Protonema hermaphroditisch ist und also Andröcien und Gynöcien hervorbringt.

Daraus schließen die Verfasser, daß dieses Protonema ein 2x-Protonema ist, und daß die Trennung der Geschlechter mit der normalen Reduktionsteilung in den Sporenmutterzellen zusammenfällt.

Sie wollen nun versuchen, eine 4x-Generation zu erhalten, indem sie ein Spermatozoon, welches in einem Androecium auf einem solchen mutmaßlichen 2x-Protonema entstanden ist, mit einer Eizelle in einem auf demselben Protonema entstandenen Gynoecium kopulieren lassen wollen.

Die Frage ist gewiß interessant, vorläufig aber scheint es mir wenigstens unbewiesen, daß das aus der Zelle der 2x-Generation hervorgegangene Protonema ein 2x-Protonema ist; in solchen Fragen kann nur die cytologische Untersuchung entscheiden.

Auch fehlt der Beweis, daß in dem anscheinend eingeschlechtlichen primären Protonema von *Bryum caespitosum* nicht doch das andere Geschlecht latent vorhanden ist.

Weitere Untersuchungen bleiben also abzuwarten.

Fünfundzwanzigste Vorlesung.

Einleitung zu den Diploidales.

Nachdem wir nun die *Haploidales* besprochen haben, müssen wir die Besprechung der *Diploidales* beginnen. Wir werden dabei aber nicht geringen Schwierigkeiten begegnen.

In erster Linie müssen wir da erörtern, inwieweit die neuesten Untersuchungen unsere Auffassungen über eine x- und 2x-Generation beeinflussen.

Wir haben schon gesehen, daß die 2x-Generation das unmittelbare Ergebnis der Vereinigung zweier x-Kerne ist, und daß auf jede geschlechtliche Vereinigung ein 2x-Stadium folgen muß.

Ueber die Form, in welcher die 2x-Generation auftritt, sagt dies aber nichts aus. Wir haben gesehen, daß in gewissen Fällen die Zygote direkt zum x-Zustand zurückkehren, d. h. selber Gonotokont sein kann, daß sie sich in anderen Fällen hingegen mehrmals als 2x-Zelle teilen und also einer größeren oder kleineren 2x-Generation das Dasein geben kann, welche z. B. bei *Dictyota* in sterilem Zustande morphologisch von der x-Generation nicht zu unterscheiden ist. Eine solche 2x-Generation bildet dann später Gonotokonten, im Falle von *Dictyota* Tetrasporangien, und ist also im fruktifikativen Zustande wohl von der x-Generation zu unterscheiden, welche die Geschlechtsorgane produziert. A priori ist es also natürlich nicht unmöglich, daß es irgendwo zur Bildung einer 3x-Generation käme, ja wir kennen davon sogar im kleinen ein Beispiel, nämlich bei der Bildung des sekundären Endospermnucleus im *Phanerogamen*-Embryosack, wobei 2 Polkerne und ein generativer Nucleus, also drei x-Kerne miteinander verschmelzen.

Vor kurzem (30. November 1907) ist nun ein sehr merkwürdiger Fall in den „Verslagen der K. Akad. v. Wetensch. zu Amsterdam durch Herrn und Frau Dr. van Leeuwen-Reynvaan publiziert worden, in welchem sogar von einer 4x-Generation geredet werden könnte.

Sie meinen — ganz bewiesen scheinen mir die von ihnen gewonnenen Resultate noch nicht — folgendes festgestellt zu haben:

Im jungen Sporogon von *Polytrichum commune* sollen **12** Chromosomen, in der *Polytrichum*-Pflanze **6** Chromosomen, in den Spermatozoen und Eizellen je **3** Chromosomen vorkommen.

Wie entsteht nun diese Generation mit 12 Chromosomen? Nach den genannten Forschern infolge der Verschmelzung der Eizelle mit ihrer Bauchkanalzelle und mit **2** Spermatozoen.

Mir scheint nun aus den Mitteilungen der Verfasser letzteres nicht genügend sicher festgestellt zu sein, auch scheint es mir, nach den veröffentlichten Resultaten zu urteilen, keineswegs sicher, daß die Eizelle in der Tat 3 Chromosomen hat. Dagegen scheint kein Grund vorhanden zu sein, an der Richtigkeit der Mitteilungen der Verfasser zu zweifeln, daß die Spermatozoen 3 Chromosomen enthalten. Denn während die Zahl der Präparate, welche die Chromosomenzahl der Eizelle, sowie derjenigen, welche die Verschmelzung der Eizelle mit der Bauchkanalzelle und 2 Spermatozoen zeigen, meines Erachtens zu gering war, um ein so abweichendes Verhalten außer Zweifel zu stellen, wurde die Chromosomenzahl der Spermatozoen in zahlreichen Fällen bestimmt.

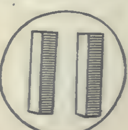
Mir scheint also — wenn es mir auch ferne liegt, die Unrichtigkeit der übrigen Mitteilungen dieser Autoren behaupten zu wollen — nur festzustehen, daß der Sporophyt von *Polytrichum* 12, der Gametophyt 6 und die Spermatozoen 3 Chromosomen in ihren Kernen führen. Das ist jedenfalls schon höchst merkwürdig und eine ganz unerwartete Tatsache, welche von den Forschern mit außerordentlichem Geschick ans Licht gebracht ist. Wir sehen also, daß *Polytrichum commune* das normale Verhältnis zwischen Sporophyt und Gametophyt zeigt, indem der erstere die doppelte Chromosomenzahl des zweiten besitzt, daß aber der Gametophyt der Bildung der Spermatozoen eine Reduktionsteilung vorangehen läßt.

Die einfachste Erklärung würde natürlich die sein, daß diese Chromosomen der Spermatozoen bivalent wären, daß also in Wirklichkeit nicht 3, sondern 6 Chromosomen vorlägen, welche zu 2 und 2 gepaart sind.

Nähmen wir dies aber an, so müßten wir die Verschmelzung der Eizelle mit der Bauchkanalzelle und die Kopulation dieses Verschmelzungsproduktes mit 2 Spermatozoen für einen Beobachtungsfehler erklären, und wenn mir dieses Resultat auch, wie bemerkt, nicht absolut sichergestellt zu sein scheint, so liegt da doch kein zwingender Grund vor, die Tatsache zu leugnen. Jedenfalls aber enthält die Moospflanze 6, das Sporogon 12 Chromosomen, und wir sind also sicher berechtigt, diese als 2x- und x-Generation aufzufassen, was durch diese Untersuchungen nicht beeinträchtigt wird. Ganz unerklärlich bleibt aber vorläufig der angegebene Rückgang der Spermatozoen auf $^1/_2$ x.

Dennoch ließe sich wenigstens eine m ö g l i c h e Erklärung dafür denken.

Nehmen wir an, es seien bei den Organismen, welche wir bis jetzt kannten, die Chromosomen in bezug auf das Geschlecht hermaphrodit, so würden wir uns ein Chromosom vorstellen können als die Vereinigung eines männlichen Teiles mit einem weiblichen Teile, was wir schematisch dadurch darstellen können, indem wir die Hälfte des Chromosoms schraffieren, die andere Hälfte weiß lassen, in folgender Weise: 

Bei einem hypothetischen Wesen mit einem Chromosom im Kern würde also der Kern einer Zelle der x-Generation diese Struktur haben: , ein Kern der 2x-Generation diese: 

Gesetzt nun den Fall, es fände bei den Moosen bei der Bildung der Geschlechtsprodukte eine Differenzierung in rein männliche und in rein weibliche Chromosomen statt, so würden zwei Arten von Spermatozoen entstehen, eine mit einem solchen  und eine mit einem solchen  Kern. Wenn dasselbe bei der Bildung der Eizelle stattfände, und wenn wir die Bauchkanalzelle als eine zweite Eizelle auffaßten, so würde z. B. der Kern der Eizelle diese , der der Bauchkanalzelle diese Struktur  haben. Jede dieser Eizellen würde ein Spermatozoon mit einem Kern des entgegengesetzten Geschlechts anziehen. Damit würde aber nach der Verschmelzung erst der hermaphrodite Zustand der Kerne der x-Generation bei jedem von ihnen hergestellt werden, indem sowohl der Kern der Eizelle + Spermatozoon, wie der der Bauchkanalzelle + Spermatozoon diese Struktur  haben würde. Daher würde die Verschmelzung dieser beiden Verschmelzungsprodukte, d. h. also die Verschmelzung von Eizelle, Bauchkanalzelle + 2 Spermatozoen, durch die der 2x-Zustand hergestellt sein würde, einen Kern von folgender Struktur ergeben: . Bei der Reduktionsteilung, die dann mit dieser Geschlechtsdifferenzierung nichts zu tun haben würde, würden dann einfach diese hermaphroditen Chromosomen auseinander gehen, und es träte dieser Zustand  des Kernes wieder ein, womit sich erklären würde, weshalb das Sporogon von *Polytrichum commune* die doppelte Chromosomenzahl der Moospflanze und die vierfache der Geschlechtszellen hätte.

In dieser Weise würden also die von dem Verfasser beobachteten Dinge nichts mit einer x- und 2x-Generation, sondern nur mit einer eigentümlichen Geschlechtsdifferenzierung zu tun haben, und daß in der Tat ungewöhnliche Geschlechtsdifferenzierungen bei Moosen vorkommen können, darauf weisen die am Ende der letzten Vorlesung erwähnten Versuche der Herren MARCHAL an *Bryum*-Protonematen, welche aus Zellen der x-Generation und aus Zellen der 2x-Generation hervorgegangen sind, hin.

Während wir es hier also mit einer Erscheinung zu tun haben, welche, wie sehr sie auch der näheren Erklärung bedürftig sein mag, unsere Auffassungen über die x- und 2x-Generation bei den *Archegoniaten* nicht beeinträchtigt, schienen hingegen die letzten Untersuchungen von FARMER und Miß DINGBY an apogamen Farnen unseren Auffassungen betreffs einer x- und einer 2x-Generation den Todesstreich zu versetzen. Es stellte sich nämlich dabei heraus, daß es Farne gibt, welche in ihren

Prothallien und in ihren Sporophyten die gleiche Chromosomenzahl haben.

Nähere Untersuchung lehrte aber die Ursache kennen. Bei diesen Farnen nämlich, welche übrigens nur Varietäten normaler Arten sind, bleibt die Reduktionsteilung aus, und deswegen hat das Prothallium die gleiche Chromosomenzahl wie der Sporophyt.

Da wir nun früher schon sahen, daß die Chromosomenzahl nicht die Form der betreffenden Generation bestimmt, ist es eigentlich nicht wunderbar, daß man ein Prothallium mit 2x-Chromosomen im Kern erhalten kann und daß dieses doch äußerlich von einem Prothallium mit x-Chromosomen nicht zu unterscheiden ist. Genau dasselbe sahen wir doch eigentlich bei *Dictyota*, wo die sterilen 2x-Pflanzen von den sterilen x-Pflanzen nicht unterschieden werden können. Falls es aber richtig ist, daß ein, wenn auch äußerlich nicht wahrnehmbarer, dennoch aber fundamentaler Unterschied zwischen einer Generation mit 2x-Kernen und einer mit x-Kernen besteht, so muß ein solches Prothallium mit 2x-Kernen sich ebenso verhalten wie eine 2x-Generation und nicht wie ein gewöhnliches Prothallium. Das tut es denn auch, indem es aus seiner Eizelle, welche schon 2x-Chromosomen hat, ohne Befruchtung eine neue Farnpflanze bildet, wie dies bei *Athyrium Filix-femina* var. *clarissima* Bolton geschieht. Oder das 2x-Prothallium beträgt sich noch mehr wie eine 2x-Generation, indem eine seiner vegetativen Zellen zu einer Farnpflanze auswächst, wie dies bei *Athyrium Filix-femina* var. *clarissima* Jones geschieht.

Statt also, wie es anfangs schien, gegen den fundamentalen Unterschied einer x- und einer 2x-Generation zu sprechen, beweisen gerade diese 2x-Prothallien, daß es einen fundamentalen Unterschied gibt, indem aus einem x-Prothallium erst nach Befruchtung eine Farnpflanze hervorgehen kann, während ein 2x-Prothallium ohne Befruchtung eine Farnpflanze zu bilden vermag. Zwar gibt es auch apogame Farne, welche ohne Befruchtung aus x-Prothallien Farnpflanzen bilden können, aber bei diesen geht eine Fusion vegetativer Kerne voran, indem, wie wir früher sahen, zwei vegetative Zellen seitlich kopulieren. Wir vermögen hieraus also nur zu schließen, daß der Unterschied in der Form der x- und der 2x-Generation nicht die direkte Folge der verschiedenen Chromosomenzahl ist.

Das geht übrigens, wenn man will, noch überzeugender aus Strasburgers Untersuchungen an *Marsilia Drummondii* R. Br. hervor.

Bei dieser merkwürdigen Pflanze werden gewisse Sporenmutterzellen echte Gonotokonten; die in ihnen gebildeten Sporen haben x-Chromosomen, in diesem Falle 16, andere werden keine Gonotokonten, sondern bilden Sporen mit 2x-, im vorliegenden Falle 32 Chromosomen.

Die Pflanze bildet also neben normalen x-Sporen überdies noch 2x-Sporen, beide Sporenarten keimen und bilden Prothallien normaler Form; die von den x-Prothallien produzierten Eizellen werden auch normal befruchtet, die 2x-Prothallien bilden aus ihren in geschlossen bleibenden Archegonien gebildeten 2x-Zellen ohne Befruchtung neue *Marsilia*-Pflanzen. Wir sehen also, daß wir gar keinen Grund haben, den fundamentalen Unterschied zwischen einer x- und einer 2x-Generation zu bezweifeln, wohl aber müssen wir uns fragen, was die Ursache der großen Formenverschiedenheit ist, welche wir meistens bei den beiden Generationen bemerken, nachdem es sich herausgestellt hat, daß die verschiedene Chromosomenzahl wenigstens nicht die direkte Ursache davon ist.

Die Antwort liegt auf der Hand, sie ist schon wiederholt von WETTSTEIN, BOWER u. a. gegeben worden. Die Ursache liegt in der Verschiedenheit der Bedingungen, unter welchen beide Generationen leben. Bei *Dyctiota*, wo die x- und die 2x-Generation unter genau denselben Umständen leben, haben beide gleiche Form; dies ist auch bei *Polysiphonia* der Fall, bei welcher die Tetrasporenpflanzen und die Geschlechtspflanzen vegetativ nicht verschieden sind. Auch bei Endoparasiten, wie z. B. bei den *Uredineen*, ist die x-Generation von der 2x-Generation vegetativ nicht verschieden, nur besitzt das x-Mycel 1 Nucleus, das 2x-Mycel 2 Nuclei pro Zelle.

Hingegen besteht eine große Formenverschiedenheit zwischen der oberirdischen, dem Lichte ausgesetzten 2x-Generation eines höheren *Basidiomyceten*, dem Hut des Pilzes, und der im Dunkeln erwachsenen x-Generation, dem Mycelium. Diese Differenz nimmt nun deutlich ab, wenn man den betreffenden Pilz im Dunkeln kultiviert, wo er keinen ordentlichen Hut zu bilden vermag. Bei den *Lycopodiaceen* ist die x-Generation saprophytisch und infolgedessen farblos, die 2x-Generation autotroph und grün. Bei der Moospflanze ist die 2x-Generation auf der x-Generation parasitisch geworden und weicht dadurch in ihrer Form bedeutend von der x-Generation ab, sie ist stark reduziert.

Bei den Tannen hingegen ist die x-Generation parasitisch geworden, auf der 2x-Generation und infolgedessen farblos und reduziert; also genau das umgekehrte Verhalten als bei den Moosen.

Es ist also sehr deutlich, daß der Unterschied in den Lebensbedingungen und speziell in der Ernährungsweise bei den besprochenen Gruppen die Formverschiedenheit zwischen den beiden Generationen verursacht.

Wie steht es nun aber mit den Farnen, bei welchen x- und 2x-Generation beide autotroph sind?

Auch da ist der Unterschied in den Bedingungen, unter welchen die Generationen leben, recht bedeutend; das Prothallium lebt eigentlich noch als halbe Wasserpflanze an stets feuchten Orten geringer Lichtintensität, die Farnpflanze aber als echte Luftpflanze, die an sehr trocknen Stellen in vollem Sonnenschein wachsen kann.

Ich glaube also, daß wir ruhig sagen können, daß eine 2x-Generation in weniger oder mehr vollkommener Ausbildung nach jeder Befruchtung entstehen m u ß, daß beide Generationen, wie *Dictyota*, *Polysiphonia*, *Puccinia graminis* u. a. zeigen, formgleich sein können, daß sie aber meistens infolge von Anpassung an verschiedene Lebensbedingungen formungleich sind.

Wir sehen also, daß auch die neuesten Untersuchungen unsere Auffassung von dem fundamentalen Unterschied zwischen einer x- und einer 2x-Generation nicht beeinträchtigen, und daß wir also unsere Einteilung der *Zoidogamia* in *Haploidales*, bei denen die x-, und *Diploidales*, bei denen die 2x-Generation dominiert, beibehalten können.

Sobald wir aber versuchen, die *Diploidales* weiter einzuteilen, begegnen wir mancherlei Schwierigkeiten.

Nehmen wir z. B. eine beliebte Einteilung, wie die in *Articulaten* und *Nichtarticulaten*, je nachdem der Stengel gegliedert ist oder nicht, so bemerken wir, daß die meisten Anhänger dieser Einteilung die *Psilotales* mit ungegliedertem Stengel mit den *Articulaten* in Verbindung zu bringen versuchen.

Eine andere Einteilung, die in *Spermaphyta* und *Pteridophyta*, von denen erstere die *Gymnospermen* und die zweite die *Gefäßkryptogamen*

umfassen soll, hat seine Bedeutung zum großen Teile eingebüßt, nachdem bekannt geworden war, daß es ehemals samenbildende Gefäßkryptogamen gegeben hat.

So kam man schließlich zu einer auf anatomische Merkmale basierten Einteilung in *Lycopsida* und *Pteropsida*, von denen erstere typisch microphyll und cladosiphon, letztere typisch megaphyll und phyllosiphon sind. Das heißt, erstere sind kleinblätterig, und ihre hohle Stele (falls eine solche vorhanden ist) ist nur bei der Bildung der Zweige, bei welcher in ihr eine sogenannte Zweiglücke entsteht, unterbrochen, die zweiten sind großblätterig, und es entstehen bei der Bildung der Blätter Lücken in der Stele, sogenannte Blattlücken.

Nach diesem System bekommen wir folgende Einteilung:

Lycopsida { *Sphenophyllales*, *Equisetales*, *Psilotales*, *Lycopodiales*

Pteropsida { *Filicales*, *Cycadofilices* oder *Pteridospermae*, *Gymnospermae*

Ganz abgesehen von anatomischen Schwierigkeiten, die dadurch verursacht werden, daß es z. B. fraglich ist, ob die anatomische Struktur von *Tmesipteris*, einer der *Psilotales*, cladosiphon oder phyllosiphon ist, muß gegen die Einheit der Gruppe der *Lycopsida* mit Rücksicht auf die Struktur ihrer Spermatozoen Einspruch erhoben werden.

Wir kennen von den verschiedenen Untergruppen der *Lycopsida* nur bei den *Equisetales* und bei den *Lycopodiales* die Spermatozoenstruktur, und nun stellt es sich schon dabei heraus, daß große Unterschiede innerhalb der *Lycopsiden*-Gruppe bestehen. Sind doch die Spermatozoen der ersteren polyciliat, die der letzteren biciliat; und da es sich hier um ein sehr altes, phylogenetisch also sehr wichtiges Merkmal handelt, scheinen mir gerechte Zweifel an der Einheitlichkeit der *Lycopsiden*-Gruppe und damit an der obigen Einteilung zu bestehen.

Der soeben erörterte Einwand existiert nicht gegen eine andere, von Lignier vorgeschlagene Einteilung der *Zoidogamia* in:

Lycopodineae { *Psilotales* oder *Tmesipterideae*, *Lycopodiales*

Filicineae { *Filicales*, *Sphenophyllales* und *Equisetales* (} *Articulatae*), *Cycadofilices*

indem die Spermatozoen der *Lycopodineae*, soweit wir sie kennen, biciliat, die der *Filicineen* polyciliat sind.

Lignier gründet aber seine Einteilung nicht auf dieses Merkmal, sondern auf seine Auffassungen von der Natur des Blattes.

Bevor wir also die Richtigkeit dieser Einteilung beurteilen können, müssen wir zunächst einmal sehen, welche Meinungen über die morphologische Natur des Blattes verkündet worden sind.

Es ist eine allgemein bekannte Tatsache, daß man bei jeder beblätterten Pflanze zwischen zwei Arten von Organen, zwischen Blättern und Stengeln, unterscheiden kann, wenn wir auch wissen, daß es Organe gibt, z. B. die Phyllocladien von *Ruscus*, welche man auf den ersten

Blick für Blätter halten würde und welche doch, nach ihrem Vermögen Blüten hervorzubringen, als Stengelorgane aufgefaßt werden müssen.

Das ist denn auch bei *Ruscus* sicher richtig, denn es entstehen nicht nur diese Phyllocladien in der Achsel eines Blattes, sondern sie tragen sogar selber ein Blatt, in dessen Achsel eine Infloreszenz steht, aber dieses schließt nicht aus, daß es echte Blätter gibt, z. B. die von *Dulongia acuminata* H. B. K., welche Blüten tragen.



Fig. 268. Dulongia acuminata H. B. K., eine Saxifragaceae mit Blüten auf echten Blättern. 1 Habitus, Original nach einem Exemplar im Rijksherbarium zu Leiden. 2 Blatt. 3 Junges Blatt, nach GÖBEL.

Wir erkennen daraus, daß die Grenze zwischen Blättern und Stengeln keine scharfe ist, ein Punkt, der, wie wir später sehen werden, von Wichtigkeit ist.

Es sind dies aber sehr seltene Ausnahmen, meistens läßt sich an einem Sprosse sehr gut bestimmen, was Blätter und was Stengelorgane sind, und man kann denn auch a priori vier verschiedene Theorien über den Aufbau eines Sprosses aufstellen.

a) Der Sproß ist aufgebaut aus Elementen, den Sproßgliedern CELAKOVSKYS, welche je aus einem Stengelstücke und einem Blatte bestehen;
b) der Stengel ist eine Einheit und trägt an seiner Peripherie eine Anzahl von speziellen Organen, Blättern, er ist also aus zweierlei Elementen aufgebaut, aus einem axialen Teile, dem Stengel, und aus Anhängegebilden, den Blättern;
c) der Sproß ist ausschließlich aus Blättern aufgebaut, indem der Stengel aus einer Verwachsung von Blattbasen entstanden ist;
d) der Sproß besteht ausschließlich aus Stengelteilen, indem die Blätter metamorphosierte Seitenzweige sind.

Eine jede dieser Theorien ist in der Tat aufgestellt worden, wir wollen sie also der Reihe nach behandeln.

Die erste Theorie wurde 1901 von CELAKOVSKY in der Botanischen Zeitung unter dem Titel:

Die Gliederung der Caulome

publiziert. CELAKOVSKY fängt damit an, daß er darauf hinweist, daß die übliche Einteilung des Stengels in Knoten und Internodien keine fundamentale ist. Denn diese Differenzierung tritt erst später auf, indem, wie jeder weiß, an der Spitze des Stengels die Internodien noch nicht entwickelt sind. Der Stengel ist, wie der Vegetationspunkt zeigt, ursprünglich ungegliedert, es werden darauf indifferenzierte Glieder gebildet, welche sich in Internodien und Knoten weiter gliedern werden und welche CELAKOVSKY „Stengelglieder" nennt.

So sagt er z. B.:

„Wenn zwischen den umfassenden Blättern keine Internodien nachträglich gebildet werden, wie z. B. in der Tunicatenzwiebel, so besteht das Kaulom nur aus Knoten, d. h. die Stengelglieder sind nur als Knoten entwickelt, während sie sich (sonst) in Knoten und Internodien differenzieren."

„Aber", sagt CELAKOVSKY, „ich gehe noch weiter. Da jedes Blatt aus jener Zone des Achsenscheitels hervorgeht, welche sich später als Knoten und eventuell auch als Stengelglied (Internodium) ausbildet, so darf man wohl auch im Blatt und seinem ihm gehörigen Stengelglied eine allgemeine morphologische Einheit erblicken, für welche ich die Bezeichnung „Sproßglied" angewandt habe, weil der beblätterte Sproß aus lauter solchen Sproßgliedern zusammengesetzt ist, wie das Kaulom aus Stengelgliedern."

Eine derartige Theorie ist früher schon von GAUDICHAUD verkündet worden, der das Sproßglied Phyton nennt, und in letzter Instanz ist diese Theorie eigentlich dieselbe wie die von DELPINO, welche besagt, daß der Sproß ausschließlich aus Blättern aufgebaut ist, da der Stengel nur aus einer Verwachsung von Blattbasen entstanden sei. Denn der von DELPINO als Einheit betrachtete Merithallus ist eigentlich kein Blatt, sondern ein Sproßglied, welches sich in ein Phyllopodium (die Blattbasis) und ein Phyllom, das eigentliche Blatt, differenzieren kann. Er betrachtet nämlich das Blatt nicht als ein laterales, sondern als ein zentrales und apikales Organ.

Deutlich drückt er dies auf S. 174 seiner Teoria generale della Fillotassi 1883 in folgenden Worten aus:

„La conseguenza di maggior momento la quale deriva della teoria meccanica fondata sull'esperimento della pilo sferotassica, consiste nell' affirmazione che le foglie ben lungi di essere organi laterali ed appendicolari rispetto all'asse foglifero son organi centrali ed apicali, coalita nella loro regione basale in un pseudoasse o fillopodio. Il considetto sistema assile o caulino non è altro che un aggregato di fillopodii."

Während also CELAKOVSKY Internodium und Blatt auf die kleinen Scheiben mit Blattanlagen beschränkt, aus welchen der Stammscheitel aufgebaut ist, geht DELPINO eigentlich nur dadurch einen Schritt weiter, daß er dieses „Stengelglied" von CELAKOVSKY, als dem Blatte gehörig, als Phyllopodium auffaßt.

DELPINO versuchte nun — und darauf zielt er in dem oben zitierten Satze mit seinem „pilo sferotassica" hin — für eine fünfzählige Blattstellung zu beweisen, daß sich ein interstitienloser Zylinder, wie der Stengel ein solcher ist, aus kugelförmigen Merithallien aufbauen läßt.

Es war DELPINO unbekannt, daß die Konstruktion einer zylinderförmigen Säule aus Kugeln schon früher, nämlich im Jahre 1873 (An essay on leaf-arrangement, Nature 1873, p. 343 und in den Proc. of

the Royal Society, 1873) gelungen war, und zwar für sehr verschiedene Blattstellungen, eine Konstruktion, welche später von v. Itterson in seinen mathematischen und mikroskopischen Studien über Blattstellungen (Jena 1907, in seinem Kapitel „Zylindrische Kugelsäulen", S. 77 ff.) mathematisch ausgearbeitet wurde.

Dabei stellte sich aber heraus, daß die Kugelsäule wohl Interstitien aufweist, und daß also die solide Stengelspitze keineswegs ohne weiteres aus einer Aufeinanderstapelung von kugelförmigen Merithalli hervorgegangen sein kann.

Der wichtigste Einwand gegen Delpinos Theorie ist aber der übrigens auf der Hand liegende, welchen v. Itterson macht, daß nämlich der „Beweis", welchen Delpino mit seiner Kugelsäule zu erbringen sucht, auf der Annahme beruht, daß die jungen Merithalli kugelig seien. Das sind sie aber gewiß nicht, man denke z. B. an die Teilungen in den Segmenten der Scheitelzelle eines Mooses.

Die Delpinosche Theorie, nach welcher also der Stengel aus zusammengelegten kugeligen Merithalli bestehen soll, ist und bleibt nur eine Hypothese.

de Vries hat nun (Dodonaea 1893, Over verdubbeling van Phyllopodien) versucht, den Beweis für diese Hypothese zu erbringen. de Vries argumentiert dabei in folgender Weise:

Spaltung von Blättern in zwei Hälften ist eine oft beobachtete Tatsache, aber „falls wirklich Scheibe und Phyllopodium Teil eines Ganzen sind und überdies Teile einer Einheit, welche im morphologischen Aufbau der Pflanze eine so wichtige Stelle einnehmen, so muß meines Erachtens auch eine totale Verdoppelung dieser Einheiten möglich sein. Das ganze Merithallium muß sich verdoppeln können; die Spaltung des Phylloms bildet nur die eine Hälfte einer Reihe von möglichen Fällen, die andere Reihe muß durch die Spaltung der Phyllopodien gebildet werden" [1]).

In der Tat konnte nun de Vries nachweisen, daß es Fälle gibt, in denen nicht nur das Blatt sich verdoppelt hat, sondern in denen jedes verdoppelte Blatt bei *Castanea vesca* 2 Lamina, 2 Stiele, 4 Stipulae und 2 axilläre Knospen hat, und wobei diese „dedoublierten Merithalli", wie Fig. 269 zeigt, durch das Längswachstum des Stengels aneinander vorbeigeschoben und also übereinander inseriert sind.

Diese Beobachtungen von de Vries sind zweifellos sehr interessant, beweisen sie aber, daß die Merithalli Einheiten sind? Meines Erachtens keineswegs, de Vries zeigt im Gegenteil, daß die Phyllome sich sowohl unabhängig von den Phyllopodien spalten können, als zu gleicher Zeit mit diesen, und das scheint mir, falls man aus solchen Spaltungen überhaupt Schlüsse ziehen darf, eher gegen als für die Einheit des Merithalliums zu sprechen.

Meines Erachtens beweisen die von de Vries beschriebenen Monstrositäten nur, daß sowohl das Blatt wie das darunter gelegene Stengelstück sich dedoublieren können, ohne irgendetwas über die Einheit oder Zweiheit dieser beiden auszusagen.

Auch ist meines Erachtens noch eine fundamentale Einwendung gegen Delpinos Theorie möglich. Von dem Umstande ganz abgesehen, daß jeder Beweis für die Kugelform der Merithalli fehlt, sind Merithalli, d. h. Stücke von bestimmter Form, welche den Stengel aufbauen, nur bei Organen bekannt, welche mittels einer Scheitelzelle wachsen, z. B. bei

---

1) Möglichst getreue Uebersetzung des holländischen Textes.

den *Gefäßkryptogamen*, bei denen nach DELPINO jedes Merithallium das Produkt eines von der Scheitelzelle abgeschnittenen Segmentes ist. Nach DELPINO muß man nun im Prinzip dieselbe Bildungsweise des Stengels für die *Phanerogamen* annehmen.

Darüber sagt DE VRIES:

„Les belles recherches de M. DOULIOT sur la croissance terminale de la tige ont démontré que pour les Gymnospermes le développement des mérithalles est le même que pour les Cryptogames vasculaires (Ann. d. sc. nat. 7e sér., Bot., T. XI, p. 283, T. XIII, p. 93); pour les Angiospermes la cellule apicale est couverte par l'épiderme, où il y a souvent une cellule initiale particulière pour le cilindre central, ces recherches nous ouvrent la voie pour les études, qui seront nécessaires pour donner à la théorie de M. DELPINO une base d'observation directe."

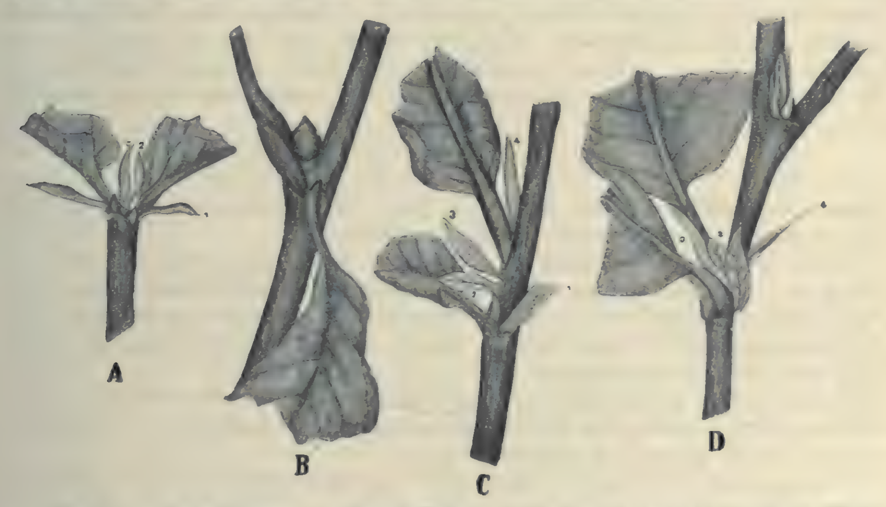


Fig. 269. Dedoublierung der Sproßglieder bei Castanea vesca, nach DE VRIES. A Junges dedoubliertes Blatt mit 2 Blattscheiben und je 2 Stipulae. B Erwachsenes dedoubliertes Blatt, Stipulae abgefallen, von den beiden Blattscheiben lag die eine, deren Stiel hier nur gezeichnet ist, in der Horizontalebene der zweizeilig gestellten Blätter, die Medianebene des anderen stand senkrecht aufwärts. C Junges dedoubliertes Blatt mit 2 Blattscheiben und 4 Stipulae, diese und die beiden Blattstiele in einer kontinuierlichen Schrägzeile am Zweige inseriert. D Erwachsenes dedoubliertes Blatt mit 4 Stipulae, die untere Blattscheibe in der Ebene der übrigen Blätter, die vordere Blattscheibe mit ihrer Medianebene senkrecht zu dieser.

Statt aber auf diesem Wege eine Basis für DELPINOS Theorie zu finden, zeigen die neueren Untersuchungen von SCHOUTE im Gegenteil, daß weder bei den *Gymnospermen* noch bei den *Angiospermen* von einer Scheitelzelle die Rede sein kann, ja daß bei den Stengeln der *Phanerogamen* der Zentralzylinder sogar nicht ausschließlich aus dem Plerom hervorgeht.

Wenn wir nun auch keineswegs erwarten dürfen, daß die Ontogenie eine ungestörte Rekapitulation der Phylogenie sein wird, und da wir also auf Grund der Entwickelungsgeschichte die Theorie von DELPINO keineswegs für unmöglich erklären dürfen, müssen wir doch feststellen, daß sie in der Entwickelungsgeschichte keinerlei Stütze erhält, und ich kann mich SCHOUTES Meinung vollkommen anschließen, wenn er S. 97 seiner Stelärtheorie sagt:

„Wir können jedoch wohl bemerken, daß Delpinos Theorie sich noch nicht über den Rang eines genialen Gedankens erhoben hat, und daß von einer wissenschaftlichen Begründung derselben auch nicht die leisesten Spuren vorhanden sind.“

Ich glaube aber, daß wir noch einen Schritt weiter gehen können. Wenn wir bedenken, daß die Theorie von Delpino annimmt, daß der ganze Stamm aus Merithallien aufgebaut ist und nicht, wie verschiedene Berindungstheorien behaupten, nur die Rinde aus verwachsenen Blattbasen aufgebaut wurde, so glaube ich, daß wir berechtigt sind, Delpinos Theorie abzuweisen. Denn falls in der Tat das Merithallium eine Einheit wäre, müßten wir im Gefäßbündelsystem nur Blatt und Stengel gemeinsame Bündel und nicht daneben stammeigene antreffen, da durch eine Aneinanderreihung von Merithallien nur gemeinsame Bündel gebildet werden könnten. Dieser anatomische Einwand kann nicht gemacht werden gegen die Theorie, welche annimmt, daß der Stengel eine Einheit ist, welche an seiner Peripherie eine Anzahl von speziellen Organen, die Blätter, trägt. Diese Meinung wird von Bower vorgetragen, welcher sie in seiner

Theorie des Strobilus

sicher am ausführlichsten begründet hat. Wir können uns also auf die Besprechung seiner Strobilustheorie beschränken.

Ein wesentlicher Punkt von Bowers Strobilustheorie ist der, daß die Achse da war, bevor die Blätter auftraten, und dieser Punkt wird durch die Ontogenie in vielen Fällen bestätigt; der Vegetationspunkt, der Stammscheitel, ragt in der Regel als konisches Organ über die jüngsten Blattanlagen empor.

Wir wissen aber, daß bei vielen Moosen schon aus den ersten Segmenten der Scheitelzelle Blätter entstehen. Die Ontogenie ist also in verschiedenen Fällen verschieden.

Sehen wir jetzt einmal, inwieweit die Anatomie für oder gegen die Strobilustheorie spricht.

Gesetzt, wir könnten nachweisen, daß bei den höheren Pflanzen im Stengel eine stammeigene Stele vorhanden sei, an welche sich von den Blättern herabsteigende Gefäßbündel ansetzen, daß also die Stammstele doppelten Ursprung hat, dann würde gewiß vieles für die Annahme sprechen, es sei der Stengel zuerst dagewesen und es seien die Blätter erst später entstanden, wie es übrigens bei den Lebermoosen phylogenetisch deutlich ist.

Ein solcher dualistischer Ursprung der Stammstele ist, wie wir früher schon sahen, nun in der Tat von Tansley und Miß Chick bei *Polytrichum* nachgewiesen worden. Da finden wir nämlich eine zentrale Stele, um welche herum die Blattbündel sich zu einem Mantel vereinen.

Aehnlich ist es bei den *Lycopodien.* Die Frage ist nun aber in diesen Fällen, was war zuerst da, die Stele oder die Blattbündel?

Und diese Frage läßt sich mit Sicherheit nicht beantworten. Wir wissen, daß in der Stele gewisse Elemente, welche wir Protoxylem nennen, zuerst gebildet werden und erst nachher die übrigen Elemente des primären Xylems, das sogenannte Metaxylem.

Nun kann man, und dafür spricht in mancher Hinsicht ihr Verhalten, diese Protoxylemstränge auffassen als von den Blättern herrührend. In diesem Falle würde also nicht die Stammstele zuerst gebildet sein, sondern die von den Blättern herrührenden Bündel, was für irgendeine

Phytontheorie sprechen würde, welche die Blätter als das Primäre, den Stengel als sekundär betrachtet.

Das zentrale Metaxylem würde dann ein späteres Produkt sein, gebildet, um die Blattbündel bei ihrer Aufgabe, den Blättern Wasser zuzuführen, zu unterstützen. Für letztere Auffassung spricht der Umstand, daß das zentrale Xylem, wie SCOTT in seinem Artikel „The Old Wood and the New“, New Phytologist 1902, nachweist, in der phylogenetischen Reihe der *Archegoniaten* verschwindet in demselben Maße, in dem zentrifugales Holz auftritt und die Funktionen des zentralen Holzes übernimmt, während hingegen das Protoxylem bestehen bleibt. Dieses Verschwinden des zentralen Holzes bei Funktionsänderung läßt in der Tat eher an etwas Sekundäres als an etwas Primäres denken.

Wir sehen aber, daß auch hier Gewißheit nicht zu erzielen ist; die Theorie des Strobilus steht oder fällt in dieser Hinsicht mit der Antwort auf die Frage, was war primär, die Achse oder das Blatt? Und eine sichere Antwort läßt sich da nicht geben.

Aber sogar wenn nachgewiesen wäre, daß der Stamm primär, das Blatt sekundär wäre, wäre damit keineswegs bewiesen, daß der Sproß aus zwei fundamental verschiedenen Einheiten aufgebaut ist, denn es bleibt noch die Möglichkeit übrig, daß die Blätter metamorphosierte Zweige sind, in welchem Falle sie ebenfalls jünger als die Achse sein würden.

Wir werden später wohl noch Gelegenheit haben, auf die Strobilustheorie zurückzukommen, denn wir haben jetzt nur denjenigen Teil dieser Theorie berücksichtigt, welcher direkt unsere Frage nach der Natur von Blatt und Stamm berührt, und das ist eben nur ein Teil dieser Theorie. Der übrige und vielleicht der wichtigere Teil ist der, daß das Laubblatt ein steril gewordenes Sporophyll ist, eine Meinung, welche trotz der brillanten Verteidigung BOWERS in seinem Origin of a Landflora mir nur dann zwingend erscheinen würde, falls, wie BOWER meint, nachgewiesen werden könnte, daß die 2x-Generation der *Archegoniaten* ursprünglich, etwa wie wir das jetzt bei *Riccia* sehen, ausschließlich aus fertilen Zellen bestanden hat, von denen nach und nach Teile steril wurden. Und zur Annahme dieser Voraussetzung scheint mir kein genügender Grund vorzuliegen.

Schon das Verhalten von *Dictyota* zeigt uns, daß auf einer niedrigeren Entwickelungsstufe als die, welche von den *Archegoniaten* eingenommen wird, eine 2x-Generation vorhanden war, welche, statt aus fertilen Zellen zu bestehen, ebenso „steril“ war wie die x-Generation. Zweitens scheint mir die parasitische 2x-Generation der *Bryophyten* viel eher reduziert oder, wenn man will, „gehemmt“ als primitiv zu sein.

Wir kommen auf diese Fragen später noch zurück, ich erwähne sie hier nur als ein weiteres Beispiel der Schwierigkeiten, welchen man bei der systematischen Einteilung der *Archegoniaten* begegnet, denn von der Antwort auf eine so fundamentale Frage, ob man ein Blatt als ein sterilisiertes Sporophyll auffassen darf oder nicht, wird unsere Einteilung natürlich abhängen.

Es geht wirklich nicht, mir nichts dir nichts ein Archegoniatensystem aufzustellen oder den Anschluß irgendeiner Gruppe zu versuchen. Das Problem gehört zu den schwierigsten der Systematik und verdient genaue vorangehende Erwägung der verschiedenen Möglichkeiten.

Besprechen wir also noch die letzte der oben genannten Alternativen.

Das Blatt ist ein metamorphosierter Stengelteil

oder, wenn man es vorsichtiger und auch wohl richtiger ausdrücken will, Stengel und Blatt sind Differenzierungen thalloider Zweige, dadurch verursacht, daß gewisse Teile eines ursprünglich wohl verzweigten, aber homogenen Thallus sich stärker entwickelten und zu Stengelteilen wurden, andere sich weniger entwickelten und, sich lateral stellend, zu Blättern ausbildeten.

Dagegen haben Bower u. a. eingeworfen, daß ein radiärer Zustand im allgemeinen der ursprüngliche und der dorsiventrale Bau, von welchem man bei dieser Theorie ausgeht, der abgeleitete ist, während man hier, wie man sehen wird, eben einen radiären Sproß aus einem plagiotropen ableitet.

Aber erstens ist dies doch keineswegs unmöglich, die Verdunkelungsversuche von Göbel an *Lycopodium complanatum* und *Schistostega* zeigen dies, und außerdem wissen wir, daß viele Pflanzen, wie z. B. *Hedera Helix, Ficus repens* etc., dorsiventrale Jugendstadien und radiäre fertile Sprosse haben, also normal vom dorsiventralen in den radiären Zustand übergehen. Es ist also gar kein Grund vorhanden, die Möglichkeit zu verneinen, daß aus einem plagiotropen algenähnlichen Ahnen ein radiärer Prototyp einer *Archegoniate* hervorgehen könnte. Ueberdies kann die Dichotomie sehr gut in verschiedenen Ebenen stattgefunden haben, so daß auch die Urform radiär war. Diese Theorie wurde zuerst von Potonié als

Uebergipfelungstheorie

publiziert. Sehen wir also, was sie will. In seiner Pericaulomtheorie (Jena, G. Fischer, 1903) sagt Potonié S. 25:

„Die Blätter der höheren Pflanzen sind im Laufe der Generationen aus Thallusstücken, wie *Fucus* gegabelter Algen oder doch algenähnlicher Pflanzen hervorgegangen dadurch, daß Gabeläste übergipfelt und die nunmehrigen Seitenzweige zu Blättern (im weiteren Sinne, zunächst zu Urblättern) wurden. Die übergipfelnden Stücke wurden zu Achsen“ . . . und etwas weiter S. 26: „So ist schließlich das eine und einzige morphologische Grundorgan aller höheren Pflanzen ein thallöses Gabelglied.“

Genau dasselbe sagt Lignier (Equisétales et Sphénophyllales) p. 97:

„C'est ainsi que par raison de statique, certains cauloides devinrent prédominants et axiaux par rapport à l'ensemble ou simplement par rapport à une partie de l'ensemble; ils constituèrent le tronc et les rameaux (tiges) alors que les parties subordonnées prenaient l'aspect d'appendices symétriques chacun par rapport à un plan unique (feuilles).“

Die nebenstehenden Figuren (Fig. 270, 1—4) illustrieren dies nun wohl zur Genüge und machen den Unterschied zwischen Potoniés Theorie und den älteren Theorien von Wolff, Göthe, Gaudichand und Hofmeister deutlich.

Vergleichen wir aber Fig. 270, 4 mit Fig. 270, 3, so sehen wir, daß nach Potoniés Meinung der phylogenetische Prozeß mit dem oben Gesagten noch nicht beendet ist. Die Blätter der Fig. 270, 3 sind erst Urblätter, der Stamm ist erst ein Urcaulom.

Später wird, seiner Meinung nach, das Urcaulom durch die Blattbasen berindet, welche Rinde er Pericaulom nennt.

Eine ähnliche Lehre über die Entstehung der Rinde war, wie Potonié erinnert, schon von Hofmeister verkündet worden. In seinen Vergl. Unters., 1851, S. 90 sagt er z. B. über die Entwickelung von Equisetum:

„Die starke Vermehrung des unteren Teiles der äußeren Blattfläche wandelt bald die Blattbasis zu zahlreichen, der Längsachse des Sprosses parallelen, den äußeren Umfang des Stengels darstellenden Zellschichten um. Auf der Vermehrung dieser, aus der Entwickelung des Basilarteiles der Blattanlage hervorgegangenen Zellenmasse in die Länge und Breite beruht ausschließlich die fernere Längen- und Dickenzunahme der Stengelglieder. Der unmittelbar aus der Endknospe hervorgegangene Zentralzylinder des Stengels wird ganz und gar zum Marke."

Und auch später, z. B. Flora, 1863, S. 173, bleibt HOFMEISTER dieser Auffassung getreu. Dort sagt er:

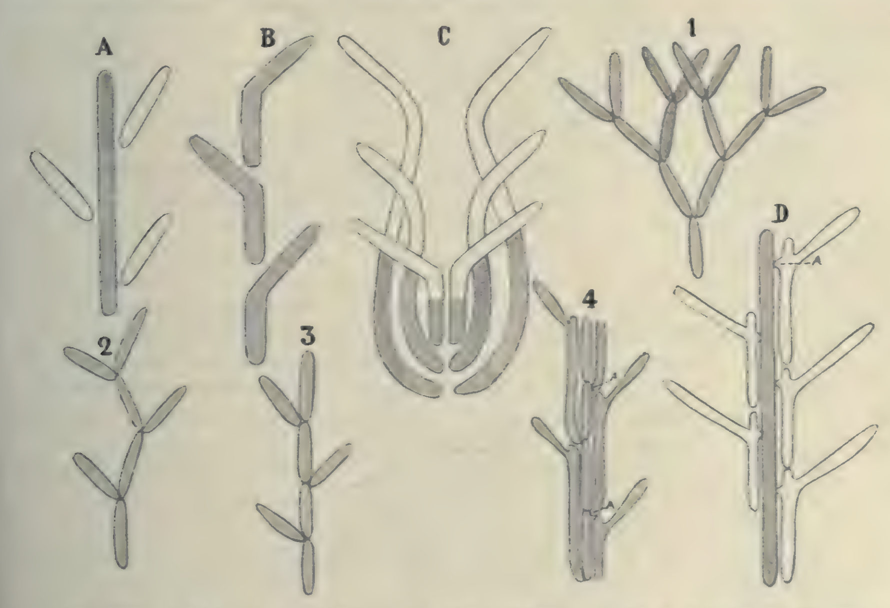


Fig. 270. A Schema des Aufbaues der höheren Pflanze nach C. F. WOLFF, der Stengel dunkel, die Blätter weiß. B Schema des Aufbaues der höheren Pflanze nach GÖTHE, die Stücke sind Einheiten, unten aus Stengel, oben aus Blatt bestehend. C Schema des Aufbaues einer höheren Pflanze nach GAUDICHAUD. 1—4 Phylogenetische Entwickelung einer höheren Pflanze aus einer Gabelalge, nach POTONIÉ; A sind die Ansatzstellen der Urblätter. D Schema des Aufbaues einer höheren Pflanze nach der Ansicht HOFMEISTERs, der Stengel schwarz, die Blätter weiß; A die ursprüngliche Ansatzstelle eines Blattes.

„Die Entwickelungsgeschichte des Stengels der Farne stellt es für sie wie für die unendliche Mehrzahl der bisher untersuchten beblätterten Pflanzen von den *Charen* aufwärts außer Zweifel, daß eine Berindung des Stengels von den Basen der jüngsten Blätter aus erfolgt. Die Interfoliarstücke entwickelter Stengel, mögen sie auch nach späterer Vermehrung und Dehnung ihrer Zellen in Richtung der Länge noch so sehr gestreckt sein, noch so scharf von den Blättern gesondert erscheinen — sie bestehen gleichwohl bei der großen Masse der beblätterten Pflanzen in ihren äußeren Schichten aus Geweben, die ursprünglich Teile der dicht gedrängten Blätter waren."

Und auch 1868 (Allgem. Morphologie, S. 520) bleibt HOFMEISTER bei dieser Meinung:

„Die Berindung des Stengels durch das Dickenwachstum der Basen der jungen Blätter“, sagt er hier, „ist ein überaus weit verbreiteter Vorgang.“

In geringerem Maße, aber unverkennbar ist Nägeli einer ähnlichen Meinung zugetan:

So sagt er (Abstammungslehre, S. 447—448): „Wenn auch die Sporangien bei den meisten *Selaginellen* nicht wie bei *Lycopodium* an der Blattbasis, sondern dicht neben den Blättern aus dem Stengel zu entspringen scheinen, so muß ich sie doch für blattständig halten, denn ein Teil des morphologischen Blattes (im Gegensatz zum äußerlich erkennbaren) ist jedenfalls in das Gewebe des Stengels eingesetzt. . . . Die sichtbare Blattbasis der Stengeloberfläche gehört also höchstwahrscheinlich dem Blatte an.“

Auch Solms spricht sich in seiner Paläophytologie S. 248 ähnlich aus, wenn er sagt:

„Jede Längsrippe des *Rhytidolepus*-Stammes kommt durch Verschmelzung der senkrecht übereinander stehenden Blattpolster zustande.“

Wir sehen also, daß die Pericaulomtheorie von verschiedenen berühmten Botanikern unabhängig verkündet wurde, denn auch Potonié sprach sich erst so aus, nachdem er selbst auf den Gedanken gekommen war.

Es gibt aber z. B. zwischen Hofmeisters und Potoniés sehr ähnlichen Berindungstheorien einen Unterschied. Hofmeister meint, daß sich die Blattbasis nach unten verlängert hat und so die Rinde, etwa wie bei einer *Chara*, entstand. Potonié meint, daß die unteren Teile der Urblätter emporwachsen und sich dann wie ein Mantel an das Urcaulom anlegten, etwa in der Weise der Scheide eines Grasblattes, und dann mit dem Urcaulom verwuchsen.

Wir müssen aber bei der Behandlung unserer Frage in Potoniés Theorie zwei Dinge wohl unterscheiden, nämlich:

I. die Uebergipfelungstheorie, welche das Urblatt als ein metamorphosiertes Thallusstück erklärt, dem Blatte also Stengelnatur zuschreibt,

II. die Pericaulomtheorie, welche die Rinde als ein Produkt von verschmolzenen Blattbasen auffaßt.

Erstere ist, so weit mir bekannt, zuerst von Potonié aufgestellt worden, letztere schon wiederholt vor ihm, wenn er auch unabhängig von seinen Vorgängern auf denselben Gedanken kam. Sehen wir jetzt einmal, welche Argumente Potonié u. a. für die

Stengelnatur des Blattes

gebracht haben. Direkte Beweise hat Potonié nicht; wir sahen, daß er bei seiner Theorie von einem dichotom verzweigten Thallus ausgeht, und nun versucht er, zumal in den Ber. d. D. bot. Ges., 1895, nachzuweisen, und meines Erachtens mit Erfolg, daß bei den älteren Karbonformen Mittelformen zwischen fiederig geteilten und dichotom geteilten Blättern vorhanden sind. Er weist darauf hin, daß die Nervatur der Farnblätter noch vielfach dichotom ist und ganz allgemein von einer dichotomen abgeleitet werden kann, erinnert auch daran, wie vielfach sogenannte cristate Formen bei den Farnen auf Dichotomie beruhen etc.

Das beweist nun zwar alles nicht, daß das Blatt ein Stengelorgan ist, aber der Umstand, daß normal nicht dichotome Blätter, wie z. B.

die unten abgebildeten, noch Spuren einer ehemaligen Dichotomie zeigen, und daß also die Blätter der älteren Farne eine ähnliche Verzweigung oder wenigstens Reste einer solchen aufweisen, wie die Stengelteile resp. Thalluslappen, von denen POTONIÉ bei seinen Betrachtungen ausgeht, spricht sicher für seine Theorie, zumal wenn man bedenkt, daß man doch meistens die Dichotomie für eine spezifische Eigenschaft des Stengels hält.

LIGNIER weist ebenfalls auf die Wichtigkeit der dichotomen Nervatur vieler Farnblätter für seine Theorie hin. Er versucht diese dadurch zu erklären, daß er annimmt, diese Blätter seien ursprünglich freie, dichotom verzweigte Thalluslappen gewesen und durch seitliche Verwachsung aus diesen entstanden. Die Lamina sei also durch seitliche Verwachsung dichotom verzweigter Thalluslappen gebildet.

Die beste Stütze für die Hypothese der Stengelnatur des Blattes scheint mir aber die Anatomie zu liefern. Durch das Gefäßbündel nämlich, welches in das Blatt der Farne und der höheren Pflanzen eintritt, wird aus der Stammstele ein Stück mitgenommen, so daß in dieser eine Lücke, die sogenannte Blattlücke, entsteht; genau dasselbe geschieht bei der Bildung von Zweigen, wodurch eine Zweiglücke in der Stammstele entsteht, so daß die Art, in der das Blatt seine Gefäßbündel erhält, ganz mit der übereinstimmt, in welcher der Zweig zu dem seinigen kommt, was entschieden für die Homologie dieser Organe spricht.



Fig. 271. Beispiele von Dichotomie bei alten Farnen. I. Callipteris, nach GÖPPERT. II. Callipteridium, nach ZEILLER. III. Palmatopteris furcata, nach POTONIÉ. IV. Alethopterus lonchitica, Original nach No. 651 der paläontologischen Sammlung des Reichsherbariums in Leiden.

Weiter verleihen einzelne sehr seltene Fälle, in denen sogar bei *Phanerogamen* Infloreszenzen, also Stengelorgane, aus echten Blättern entspringen, gewiß der Hypothese der Stengelnatur des Blattes eine

wichtige Stütze. Wir lernten oben schon eines der schönsten Beispiele, nämlich das der *Saxifragee*: *Dulongia acuminata* kennen.

Auch der Umstand, daß die Farnblätter lang anhaltendes Scheitelwachstum zeigen, ist vielmehr eine Stengel- als eine Blatteigenschaft und spricht also ebenfalls für die Auffassung, daß Blätter, aus Stengeln hervorgegangen, oder besser, daß beide bloß verschieden ausgebildete Thalluszweige sind.

Auch der Umstand, daß man einen Blattstiel dazu bringen kann, sowohl die Funktion als die Struktur eines Stengels anzunehmen, spricht sehr entschieden für die Stengelnatur des Blattes.

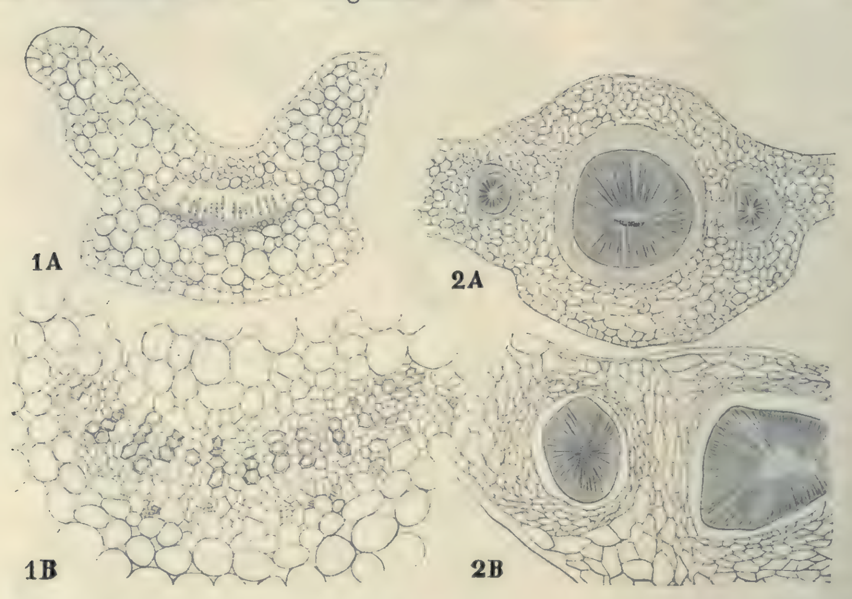


Fig. 272. Torenia asiatica, nach Winkler. 1 A Querschnitt durch einen normalen Blattstiel. 1 B Querschnitt durch das Hauptgefäßbündel eines normalen Blattstieles. 2 A Querschnitt durch einen längere Zeit eingeschalteten Blattstiel. 2 B Querschnitt durch die Blattspreite, geführt an einem Punkte, kurz oberhalb der Vereinigung eines der stärkeren Seitennerven mit dem Hauptnerven. Ueber beiden waren Sprosse zur Entwickelung gekommen, und beide sind zu selbständigen, radiären, mit eigenem Cambium in die Dicke wachsenden Stammträgern geworden.

Und dies gelingt in manchen Fällen in der Tat sehr gut, wenn man Blätter, welche Knospen zu bilden vermögen, wie z. B. die von *Begonia*, steckt oder sie durch Griffelung in das Sproßsystem einer ganzen Pflanze einsetzt. Sehr schöne Resultate erhielt Winkler, wie obenstehende Figuren zeigen, mit *Torenia asiatica*, deren Blätter nach Steckung Sprosse bildeten und sich auch, in Sproßsysteme eingeschaltet, zu Stengelorganen umbilden. Obenstehende Figur zeigt, wie das Blattbündel, das ja dorsiventral ist, dabei die radiäre Struktur eines Stengelbündels annimmt und ein Cambium zu bilden anfängt, ja, daß dazu nicht nur die Bündel des Blattstieles, sondern auch die der Nerven in der Blattlamina (Fig. 272, 2 B) imstande sind.

Die Art und Weise, in welcher der Cambiumring zustande kommt, wird durch nachstehende Figuren verdeutlicht.

Alle diese Umstände sprechen meines Erachtens sehr für die Auffassung, welche den Blättern Stengelnatur zuschreibt.

Eine meines Erachtens wichtige Frage muß aber zur Erhaltung einer richtigen Einsicht in die einschlägigen Fragen noch erörtert werden, nämlich die:

Sind alle Blätter unter sich homolog?

Nach LIGNIERS Meinung ist dies nicht der Fall. Vergleichen wir die Blätter seiner Gruppe der *Lycopodineae* mit denen der *Filicineae*, so sehen wir einen wichtigen Unterschied darin, wie sie mit Gefäßbündeln versehen werden.

Die Blätter der *Lycopodineen* verursachen nämlich beim Empfang ihrer Gefäßbündel keine Lücke in der Stammstele, verhalten sich vielmehr etwa wie die Blätter eines *Polytrichum*, während das Abgehen

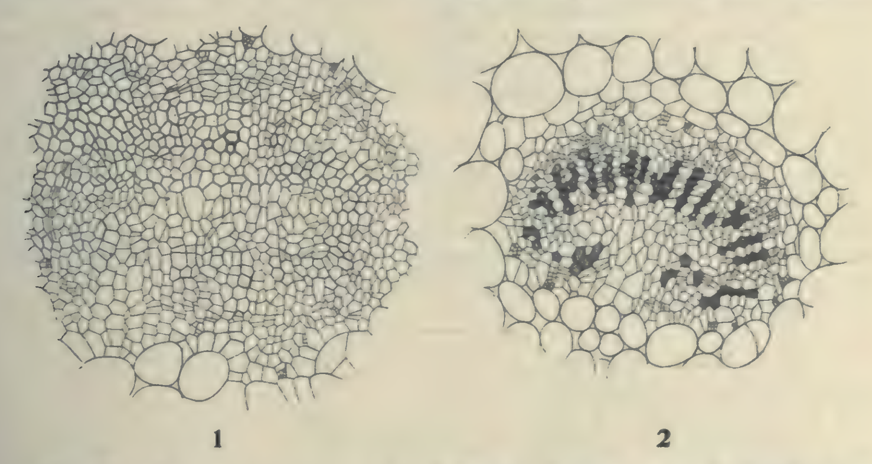


Fig. 273. Torenia asiatica, nach WINKLER; Uebergang vom Blattstielbau zum Stengelbau. 1 Querschnitt eines eingeschalteten Blattstieles, Anfang der Bildung des Cambiumringes. 2 Der Cambiumring ganz geschlossen und ringsum in normaler Tätigkeit.

eines Blattbündels bei einer der *Filicineen* eine Blattlücke in der Stammstele verursacht. LIGNIER erachtet dies als einen Unterschied fundamentaler Art, wie auch JEFFREY, der darauf seine Einteilung in *Cladosiphonen* und *Phyllosiphonen* gründet.

LIGNIER homologisiert denn auch die Blätter der *Lycopodineae* mit denen der *Bryophyten*, wenn er sich auch natürlich sehr gut bewußt ist, daß erstere der 2x-, letztere der x-Generation angehören, indem er beide aus haarartigen Emergenzen der Stammoberfläche hervorgegangen denkt.

Um diesen prinzipiellen Unterschied zwischen dem *Lycopodium*-Blatt und dem *Filiniceen*-Blatt recht zu betonen, nennt er ersteres ein Phylloid, letzteres ein Folium.

Gegen diese Auffassung, nach der es einen prinzipiellen Unterschied zwischen einem Phylloid und einem Folium geben soll, weil ersteres kein, letzteres wohl ein Stück aus der Stele mitnimmt, erhebt BOWER Widerspruch.

Nach ihm nimmt sowohl der Zweig wie ein großes Blatt, z. B. das der Farne, nur weil es groß ist, und nicht weil es ein Blatt oder

ein Zweig ist, ein Stück aus der Stammstele mit, und dies geschieht also bei den *Lycopodien* nicht. Dagegen ist auszuführen, daß bei den höheren Pflanzen auch sehr kleine Blätter noch Blattlücken verursachen, und daß es unter den tropischen *Lycopodineae* manche nicht so sehr kleinblätterige Formen gibt.

A priori aber läßt sich sicher wohl etwas sagen gegen die Annahme, daß die Blätter der *Lycopodineae* in ganz anderer Weise entstanden seien, als die der *Filicineae*, und Tansley versucht eine Vermittlung herbeizuführen durch die Annahme, daß die Blätter der *Lypodineen* metamorphosierte Zweige, die der *Filicineen* metamorphosierte Zweigsysteme seien, was aber nicht erklärt, weshalb der Zweig keine Lücke, das Zweigsystem hingegen eine solche in der Stammstele zurücklassen würde.

Bedenkt man andererseits aber, daß die *Lycopodineae* mit den *Bryophyten* den Besitz von Spermatozoen mit 2 Cilien gemein haben und dadurch also Verwandtschaft mit den *Bryophyten* aufweisen, so läßt sich vieles für die Annahme anführen, daß *Bryophyten* und *Lycopodinen* in ähnlicher Weise auf blattbildende Reize, um es kurz so auszudrücken, reagieren und Phylloide gebildet haben, erstere an der x-, letztere an der 2x-Generation.

Sicherheit läßt sich, wie wir sehen, wenn auch manches dafür spricht, über die Stengelnatur des Blattes nicht erhalten.

Stehen wir also schon bei der ersten Frage, welche uns gestellt wird: wie sind die vegetativen Teile der höheren *Archegoniaten* entstanden, vor zahllosen Schwierigkeiten, so wird es nicht besser, wenn wir zu einer Betrachtung der fruktifikativen Teile schreiten.

Schon die Frage:

Was ist ein *Lycopodineen*-Sporangium?

bringt zahllose Schwierigkeiten.

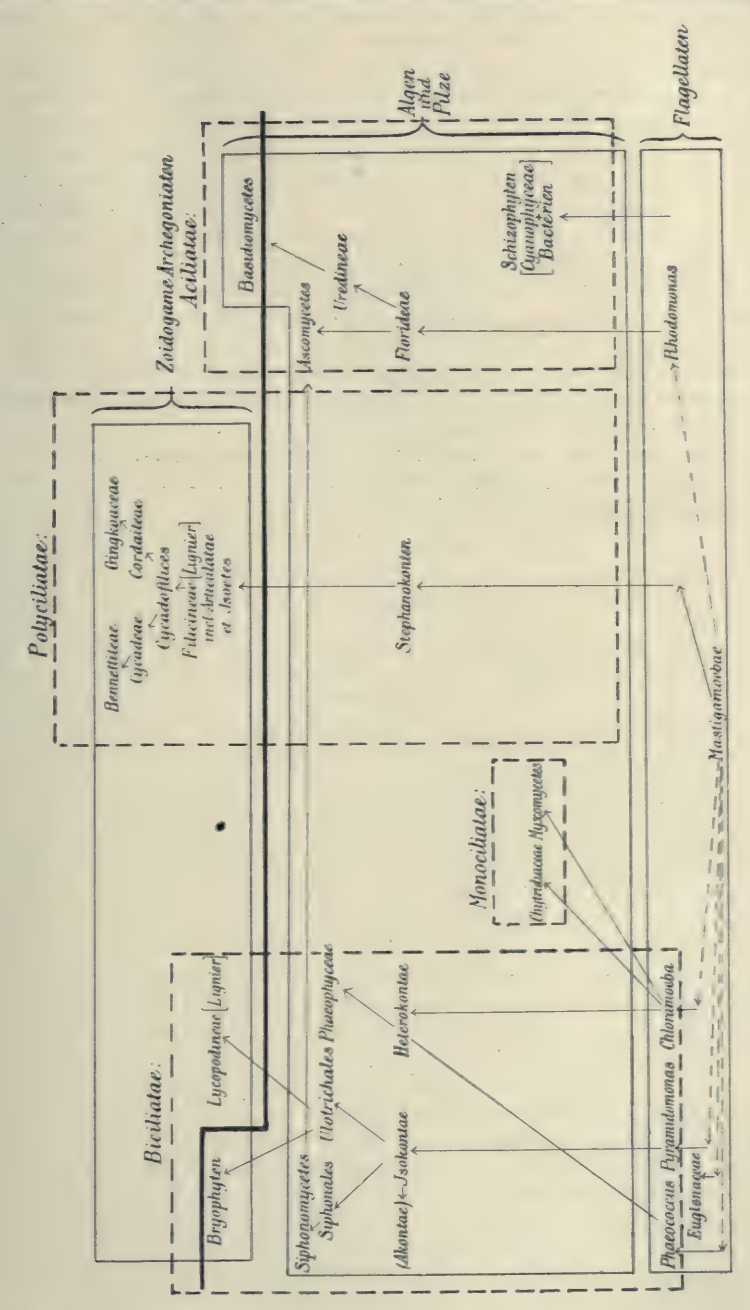
Bei *Lycopodium* finden wir ein gestieltes Sporangium auf der Basis eines Blattes inseriert; bei *Selaginella* ein solches in der Achsel des Blattes.

In ersterem Fall ist es also auf einem Blatte, in letzterem an der Stelle eines Seitenzweiges eingefügt. Sind diese Sporangien nun homolog, und wenn ja, sind sie dann auch homolog mit den ungestielten Sporangien, z. B. der *Marattiaceen?* Ist der Stiel, der hier das Sporangium trägt, der sogenannte Sporangiophor, ein Organ von fundamentaler Wichtigkeit, das, wie Miß Benson will, das Homologon der Placenta ist, welche bei den Farnen die Sporangien trägt?

Das alles steht mit der Frage in Verbindung: ist das Sporangium ein Phyllom, ein Caulom oder ein Organ sui generis, und diese Frage zeigt schon, wie vielerlei Schwierigkeiten sich darbieten.

Wenn wir nun, ohne für den Augenblick darauf weiter einzugehen, die Schlüsse aus dem Gesagten ziehen, so sehen wir, daß unsere Ansichten über die Einteilung der *Archegoniaten* und damit über deren Verwandtschaft verschieden sein werden, je nach dem Gesichtspunkt, von welchem wir Blatt, Stengel und Sporangien betrachten, und je nach dem Standpunkte, welchen wir hinsichtlich der anatomischen Eigentümlichkeiten einnehmen. Da es sich aber leider nicht leugnen läßt, daß weder der Gesichts- noch der Standpunkt gegeben ist, so hängt schließlich alles ab von einer persönlichen Wertschätzung des Gewichtes der verschiedenen Meinungen.

Ein jeder wird also schließlich mit einem Uebergewicht arbeiten, das nach der Wägung verschiedener Momente den Ausschlag gibt.



Nun ist es wohl selbstverständlich, daß ein solcher labiler Gleichgewichtszustand unserer Argumente Umordnung zur Folge haben muß,

und so habe ich denn auch mit einem anderen System angefangen als das ist, mit dem ich schließlich geendet habe, und bin zur Annahme einer Einteilung gelangt, welche mir anfangs nicht sympathisch war.

Nachdem ich schon die *Equisetaceen*, *Sphenophyllaceen*, *Lycopodiaceen* und *Isoetaceen* fast ganz im Sinne von SCOTT bearbeitet hatte, konnte ich mich schließlich doch nicht ganz damit einverstanden erklären, weil sich mir je länger je mehr die Ueberzeugung aufdrängte, daß dem Blatte Stengelnatur zukäme und POTONIÉ und LIGNIER in dieser Hinsicht recht hätten. Schließlich gab für mich das Erscheinen von TANSLEYS „Lectures" über „The Origin of the Pteridophyta", in denen er zu derselben Auffassung von dem Ursprung des Blattes gelangt, den Ausschlag und veranlaßte mich, das Geschriebene umzuarbeiten.

Daß dabei, gemäß der Auffassung LIGNIERS, die diploiden *Archegoniaten* in biciliate und polyciliate eingeteilt werden konnten, war mir eine Genugtuung, da ich dazu neige, dem Cilienmerkmal, als dem Ausdruck einer sehr alten Eigenschaft, großen Wert beizulegen. Ob aber die *Lycopodinen* von den Farnen fundamental verschiedene Blätter haben, wage ich nicht zu entscheiden.

So bin ich denn zur umstehenden Einteilung gelangt, welche, wie ich das hoffentlich genügend betont habe, weiter nichts ist als eine persönliche Auffassung (siehe S. 407).

Sechsundzwanzigste Vorlesung.

Die Biciliaten.

I. Lycopodiales.

a) Lycopodiaceae.

Diese können also charakterisiert werden als diploide, biciliate *Zoidogamia*. Als Typus der Gruppe können die

Lycopodiales

gelten, während die Zugehörigkeit der *Psilotales*, deren x-Generation und damit auch die Spermatozoen noch unbekannt sind, vorläufig zweifelhaft ist.

Die Einteilung der *Lycopodiales* ist aber nicht leicht, denn wir kennen isospore und heterospore Formen. Da aber Heterosporie wiederholt entstanden ist, kann sie als systematische Basis kaum gelten. Wir kennen ferner ligulate Formen, nämlich solche mit einem zungenförmigen Auswuchs auf der adaxialen Seite der Blätter, und aligulate Formen. Aber die rezenten *Ligulaten* gleichen mehr den jetzigen *Aligulaten* als den fossilen *Ligulaten*, während andererseits die rezenten *Aligulaten* heterospor und die ihnen gleichenden aligulaten rezenten *Lycopodien* homospor sind. Dazu kommt nun noch, daß die jetzigen *Lycopodiales* bei weitem nicht mehr auf der Entwickelungshöhe stehen, welche sie in der Kohlenperiode erreichten, und daß wir, so merkwürdig viel uns auch, unter Berücksichtigung der Umstände nämlich, von diesen alten Formen bekannt ist, dennoch sehr viel von ihrer Entwickelung, zumal von der der ausgestorbenen *Isosporen*, n i c h t wissen.

Die manchmal ausgesprochene Ansicht, daß die jetzigen *Lycopodiales* reduzierte Nachkommen der baumartigen Repräsentanten des Karbons seien, kommt mir nicht wahrscheinlich vor. Von Formen wie *Lycopodites* wissen wir, daß auch in der Kohlenperiode krautige *Lycopodiales* gelebt haben, und es scheint wohl am rationellsten anzunehmen, daß die jetzigen *Lycopodiales* den gemeinsamen Ahnen der Gruppe näher stehen als die *Lepidodendren* des Karbons, daß sie also eine weniger anspruchsvolle Gruppe als diese bilden. Demnach würden aus den krautigen Formen, während der für Gewächse dieser Art sehr günstigen Kohlenperiode die höher entwickelten aber auch anspruchsvolleren *Lepidodendren* hervorgegangen sein. Letztere gingen, als das Optimum der

Existenzbedingungen für die *Lycopodiales* vorüber war, zugrunde, während die geringere Ansprüche stellenden *Lycopodiaceae* übrig blieben.

Ich will also unsere Besprechungen mit den rezenten *Lycopodiales* anfangen. Wir können dabei zwei Familien unterscheiden, die ligulaten und heterosporen *Selaginellaceae* und die aligulaten und homosporen *Lycopodiaceae.* Fangen wir also mit der Familie der

Lycopodiaceen

an. Diese umfaßt 2 Genera: *Phyloglossum* und *Lycopodium.*

Phylloglossum

umfaßt nur eine Art: *Phylloglossum Drummondii*, welche in West-Australien, in Victoria, auf Tasmanien und in Neu-Seeland vorkommt.

Bertrand (Archives bot. du Nord. de la France, 1885, 1886), der eine ausgedehnte Untersuchung dieser Pflanze unternahm, meinte, daß sie semi-aquatisch lebte, und betrachtet deswegen viele Merkmale, welche wir jetzt für primitiv halten, als reduzierte. Thomas (On the Prothallium of Phylloglossum, Proc. of the Roy. Soc. London, Vol. LXIV, 1902, p. 285—291), der in der Natur Tausende von Exemplaren sah, sagt aber, daß dies unrichtig sei, indem *Phylloglossum* nur auf feuchtem Boden lebt, mit Vorliebe sogar auf Hügeln, wo es die trockene Zeit als Knöllchen überdauert.

Das ganze *Phylloglossum*-Pflänzchen (Fig. 275, 3) wird bloß 5 cm hoch, ist unverzweigt und hält nur eine Vegetationsperiode aus.

Die Entwickelungsgeschichte ist nach der leider ohne Figuren publizierten, vorläufigen Mitteilung von Thomas folgendermaßen: Aus der Spore entwickelt sich ein Prothallium, dessen Form sehr verschieden sein kann, vermutlich infolge von Hindernissen im Boden und abhängig von der Tiefe, in welcher die das Prothallium bildende Spore in den Boden gelangte.

Das jüngste von Thomas aufgefundene Prothallium bestand aus einem ovalen Knöllchen, welches sich oberwärts zu einem zylindrischen Teile mit abgerundeter Spitze verjüngte; im Längsschnitt also etwa so: . Dieses Prothallium war noch ganz farblos, außer einer hellgelben Färbung der oberen Spitze. Ein etwas älteres Exemplar zeigt den zylindrischen Teil verlängert und die Spitze etwas krönchenartig verbreitet, im Längsschnitt also etwa so: und auf der Krone erschienen die ersten Geschlechtsorgane; die Krone hatte die Oberfläche des Bodens schon erreicht und war grün. Etwas unterhalb der Krone war das Gewebe des zylindrischen Stückes stark meristematisch und, da der zylindrische Teil sehr verschieden lang, gerade oder gebogen sein kann, haben wir allen Grund, um anzunehmen, daß das Knöllchen unterirdisch entsteht, mit Hilfe des darin vorkommenden Pilzes saprophytisch lebt und daß der zylindrische Teil dazu dient, das obere Stück des Prothalliums über den Boden zu bringen und so die Photosynthese

zu ermöglichen. Nicht nur die Krone, sondern auch ein Abschnitt des zylindrischen Teiles kommt über den Boden, und es ist gerade unterhalb der Krone das meiste Chlorophyll vorhanden. Flach gekeimte Prothallien haben einen sehr kurzen, ja oft fast gar keinen zylindrischen Teil, so können solche Prothallien weniger als 2 mm lang sein, während tiefgekeimte bis 6 mm lang werden können. Rhizoide werden in großer Zahl sowohl vom Knöllchen, wie vom unteren Teile des zylindrischen Stückes, vom Halse, wie dies genannt wird, gebildet.

Schnitte durch das Prothallium zeigen eine sehr geringe Differenzierung im Gewebe, viel geringer als im Prothallium eines *Lycopodium clavatum* oder *complanatum*, und das *Phylloglossum*-Prothallium mag denn auch gewiß als das primitivste bekannte *Lycopodiaceen*-Prothallium betrachtet werden. Die Zellen des Knöllchens sind abgerundet, polygonal, sie besitzen nur wenig Plasma und scheinen zum Teil erschöpft zu sein. Sie enthalten einen endophytischen Pilz mit sehr zarten Hyphen, dessen Eintritt durch die Rhizoide festgestellt werden konnte. Um das Knöllchen herum bilden diese Hyphen einen dichten Filz, welcher an der Basis in einen dichten, dunkelbraunen, fast schwarzen Strang übergehen kann, welcher auf den ersten Blick die Annahme veranlaßt, es sei das Knöllchen mittels einer Wurzel befestigt. Die Oberfläche des Knöllchens ist meistens bräunlich gefärbt.

Die Zellen des Halsteiles sind verlängert, an der Oberfläche rechteckig, im Zentrum länger und mehr zugespitzt. Stärke ist zumal im zentralen Teile oft in großer Menge vorhanden.

Die Prothallien sind monöcisch und die Hälse der Archegonien leicht sichtbar. Auf jungen Prothallien sind bloß 2 oder 3, auf älteren, welche bereits einen Embryo enthalten, 10—20 Archegonien vorhanden. Sie scheinen in basipetaler Richtung gebildet zu werden. Auf jungen Prothallien sieht man sie bisweilen auf dem Scheitel der Krone, auf älteren aber stehen sie meistens in einem halben Kreis um den Rand der Krone herum. Der Hals ragt als halbkugelige farblose Bildung hervor und ist meistens 2 Reihen zu je 4 Zellen hoch. Vermutlich meint THOMAS hier „auf den Längsschnitt“, denn es werden wohl, wie bei den anderen *Lycopodiaceen*, 4 Reihen von Halszellen vorhanden sein. Der das große Ei umhüllende Archegonienbauch steckt ziemlich tief in dem Prothalliumgewebe.

Die Antheridien sind in das Kronengewebe eingesenkt. Die Deckzellen bilden eine einfache Schicht. Nach CRIÉ haben die Spermatozoen zwei Cilien.

Nachdem ein Embryo gebildet worden ist, verliert das Prothallium seine regelmäßige Form. Die Krone kann konisch oder rund werden, sich aber auch einseitig vorwölben, wodurch das Ganze einige Aehnlichkeit mit einem Pferdekopf erhält. Der obere chlorophyllhaltige Teil des Halses schwillt auf, und darin versenkt sich der meistens exzentrisch gelegene Embryo, der durch das viele Chlorophyll in dieser Zone dort am besten ernährt werden kann. Der Embryo wächst in schiefer Richtung auf- und auswärts und ein- und unterwärts, vermutlich steht also die erste Wand in der Zygote schief. Aus der hypobasalen Hälfte entwickelt sich der Fuß, aus der epibasalen der Stammscheitel und das erste Blatt. Details sind aber unbekannt, so daß dies nur eine, allerdings begründete Vermutung ist. Das erste, was über das Prothallium hervorragt, ist die Spitze des Blattes, welche unterhalb der Krone aus dem angeschwollenen Halsteil hervorbricht, dann entsteht an der dem Knöllchen

zugewendeten Seite ein Spalt, aus welchem der Embryo als ein kurz zylindrischer, beiderseits abgerundeter Körper hervortritt, welcher aufrecht steht, während der inzwischen lateral gestellte Fuß noch mit dem Prothallium in Verbindung bleibt, auf dem Längsschnitt also etwa so: . Im Innern des unteren Teiles des Embryos entsteht nun der eigentliche Stammscheitel; dieser verlängert sich, schwillt an seiner Spitze an, und die angeschwollene Spitze wird als Knöllchen durch den sich von da abwärts krümmenden Stengel bis zu einer Tiefe von etwa 3 mm in den Boden vergraben. Inzwischen wächst das Blatt und ragt alsbald 2—5 mm über den Boden hervor. Während des ersten Jahres scheint keine Wurzel gebildet zu werden; das nötige Wasser erhält der Embryo zumal aus dem Prothallium, er kann aber auch einige Rhizoide bilden.

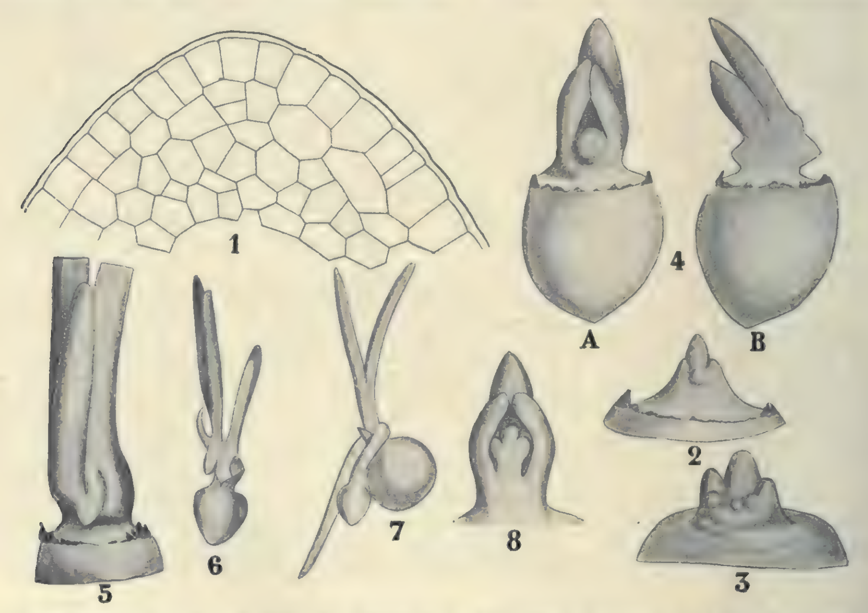


Fig. 274. Phylloglossum Drummondii, nach BOWER. 1 Längsschnitt durch ein noch ungekeimtes Knöllchen. 2 Erstes Keimungsstadium des Knöllchens, die Anordnung der Protophyllen zeigend. 3, 4 Dasselbe. 4 A Vorderansicht. 4 B Seitenansicht. 5 Aelteres Stadium. 6 Ebenso. 7 Pflanze, welche schon ein neues Knöllchen gebildet hat, die in den Fig. 2—7 abgebildeten Pflanzen werden keine Sporangienähre bilden. 8 Junge Pflanze, in der Bildung einer Sporangienähre begriffen.

Sobald das Blatt über den Boden gelangt, bildet es Stomata, Luft tritt in die Intercellularen ein und ein dünner Tracheidenstrang erscheint. Dieses erste Blatt ist zylindrisch und den Blättern der erwachsenen Pflanze vollkommen gleich. Im nächsten Jahr entsteht in dem Knöllchen wieder ein Stammvegetationspunkt, welcher nur ein Blatt und eine Wurzel bildet und wieder ein Knöllchen entstehen läßt, das in den Boden eindringt. Jedes Jahr überlebt das junge Pflänzchen also die Trockenzeit mittels eines solchen Knöllchens. Ist es einmal stark genug geworden, so geht es zur Bildung mehrerer Blätter über. Ein solches Knöllchen besteht aus lockerem parenchymatischen Gewebe und ist von einem Mantel von Korbzellen umhüllt. An der Spitze entwickelt

sich jedes Jahr ein neuer Vegetationspunkt, während der Ruheperiode ist von einem Vegetationspunkt nichts zu sehen (vergl. Fig. 274, 1); eine Scheitelzelle wird nie gebildet.

Zunächst bildet dann das Knöllchen ein zylindrisches stumpfes Blatt, dem alsbald mehrere gleiche folgen (Fig. 274, 2—7), welche oft successive in Paaren angelegt werden.

Schreitet das Pflänzchen zur Fruktifikation, so verlängert sich der Vegetationspunkt (Fig. 274, 8) zu einem über die vegetativen Blätter hervorragenden Stengelchen, das jetzt an seiner Spitze eine Sporophyllähre bildet (Fig. 275, 1—3).

Bevor dies geschieht, ist aber unten am Stengel exogen ein Höcker entstanden (Fig. 275, 2), der sich zu einem sich nach unten krümmenden Stielchen verlängert, in den Boden eindringt, an seiner Spitze anschwillt und das Knöllchen bildet, das nächstes Jahr aussprossen wird.

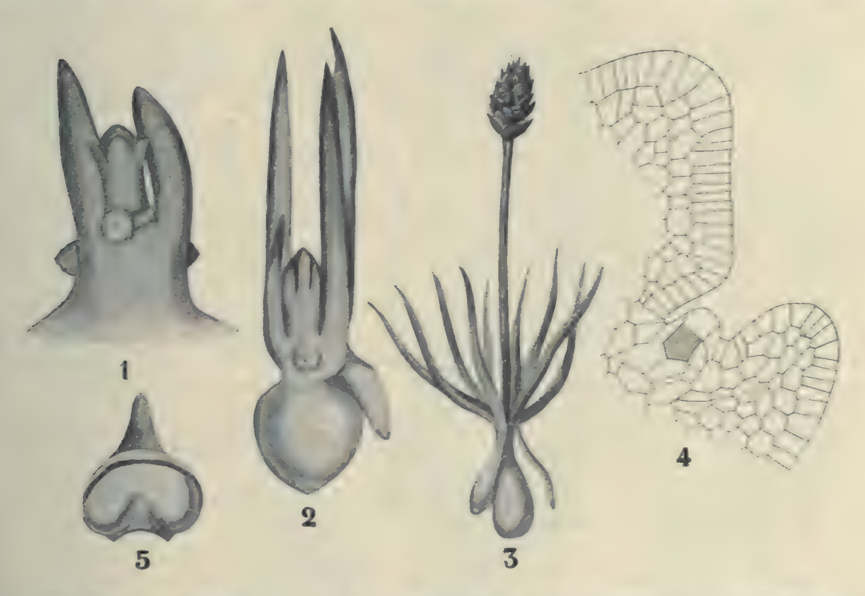


Fig. 275. Phylloglossum Drummondii, nach BOWER. 1—3 Bildung der Sporangienähre. 4 Längsschnitt einer sehr jungen Sporangienähre, die Initialzellen des Sporangiums zeigend. 5 Sporophyll mit aufgesprungenem Sporangium.

Schreitet das Pflänzchen nicht zur Fruktifikation, so wächst der Vegetationspunkt unmittelbar zu dem in den Boden dringenden, das Knöllchen bildenden Stiel aus (Fig. 274. 7). Auch die eine oder mehrere unverzweigte Wurzeln, welche das Pflänzchen bildet, entstehen **exogen**, und zwar dicht unter den Blättern.

Wie diese Knöllchenbildung morphologisch aufzufassen ist, werden wir später bei der Besprechung der *Lycopodien* erörtern, sicher ist, daß ein noch steriles *Phylloglossum* ganz mit einem embryonalen Pflänzchen von *Lycopodium cernuum* in dem Moment, wo dies, aus dem Prothallium hervorgetreten, seine ersten Blätter gebildet hat, übereinstimmt, und wir dürfen also *Phylloglossum* ruhig als eine — meiner Auffassung nach durch Anpassung an periodisch eintretende Trockenzeiten bedeutend modifizierte — primitive *Lycopodiacee* ansehen, welche sich wenigstens in

sterilem Zustande nicht über den embryonalen Zustand von *Lycopodium cernuum* entwickelt hat. Der Stiel des *Phylloglossum*-Strobilus ist etwa 2 cm lang. Die Sporophylle sind eiförmig zugespitzt und tragen auf ihren der Achse zugekehrten Seiten (die Entwickelung lehrt, daß es Geschmackssache ist, ob man es als blattbürtig oder achselständig betrachten will) ein einfaches, nierenförmiges, großes, kurzgestieltes Sporangium, das mit einer dem Blatte parallelen medianen Spalte aufspringt. Es bildet Sporen von gleicher Größe, *Phylloglossum* ist also homospor.

Weder die Wurzel noch der Vegetationspunkt von *Phylloglossum* scheint eine eigentliche Scheitelzelle zu besitzen; da aber eine solche bisweilen wohl an der Spitze des fertilen Zweiges angetroffen wird, ist nähere Untersuchung hier wohl erwünscht. Das Sporangium entsteht in derselben Weise wie bei *Lycopodium selago*, worüber später noch gesprochen werden soll. Im fertilen Stengel liegen etwa 6 Xylemgruppen im Kreise, um die Stele herum läßt sich aber keine Endodermis unterscheiden, die Wurzel ist monarch.

Betrachten wir jetzt einmal die *Lycopodiaceen*, mit deren Embryonalstadium *Phylloglossum* die meiste Uebereinstimmung zeigt, nämlich

Lycopodium cernuum.

Es ist dies ein baumartig verzweigtes *Lycopodium* (vergl. Fig. 293, I), mit etwas heruntergebogenen Zweigenden, an denen die einfachen Strobili hängen. Die Pflanze kommt sowohl in Asien wie in Südamerika vor. Die auf Java wachsenden Exemplare sind meiner Erinnerung nach etwa 30 cm hoch, wachsen gern auf den kahlen Abhängen neu angelegter Wege und fallen durch eine eigentümliche, gelbgrüne, ins Schmutzige spielende Farbe auf. Die Sporophylle sind hellgelb. An ihren Standorten sind sie dem vollen Sonnenlicht ausgesetzt.

Lycopodium cernuum ist das erste *Lycopodium*, bei welchem die Entwickelung der x-Generation (durch TREUB, Ann. d. Jardin bot. de Buitenzorg) bekannt geworden ist.

Mit Recht konnte TREUB seinen vor 23 Jahren erschienenen Artikel mit den Worten anfangen:

„L'insuffisance des connaissances actuelles sur les prothalles des Lycopodes est généralement reconnue. Point n'est besoin d'insister sur ce fait. L'historique du sujet pourrait se faire avec une rare brèveté, puisqu'il n'y a, au fond, à citer que trois ou quatre auteurs, auxquels nous devons des indications consignées dans de courtes notices."

Was war denn bis 1884 über die x-Generation der *Lycopodien* bekannt?

Im Jahre 1841 sagt SPRING in seiner Monographie der *Lycopodiaceen*, der belgischen Akademie der Wissenschaften vom 3. April jenes Jahres, daß WILLDENOW *Lycopodium*-Sporen hat keimen sehen, wenigstens nach einer durch LINK erhaltenen Mitteilung. Auch behauptet SPRING selber, durch Aussaat von Sporen von *L. clavatum* und *L. complanatum* junge Pflanzen erhalten zu haben, zweifelt aber offenbar an der Richtigkeit seiner eigenen Mitteilung, denn im zweiten Teile seiner 1848 erschienenen Monographie sagt er:

„Quelque paradoxal que cela puisse paraître, je n'hésite pas à dire que, dans mon opinion les genres Lycopodium, Psilotum et Tmesipteris se composent exclusivement de mâles, soit que primitivement, il n'en ait été créé que tels, ou que les feuilles se soient perdues par suite d'une

de ces catastrophes géologiques qui ont si profondement altéré les conditions extérieures sous lesquelles ces plantes étaient placées autrefois (l. c. T. II, p. 317).

HOFMEISTER sagt 1851, daß die Fortpflanzung der *Lycopodien* ein Rätsel bleibt; auch er konnte die Sporen nicht zum Keimen bringen, vermutet aber, daß sie hermaphrodite Prothallien bilden werden, wodurch sie also von den heterosporen *Selaginellen* mit ihren unisexuellen Prothallien mehr abweichen würden als man nach der großen habituellen Aehnlichkeit annehmen würde.

Im Jahre 1855 erhielt DE BARY durch Aussaat der Sporen von *Lycopodium inundatum* die ersten gekeimten *Lycopodium*-Sporen, welche sich aber bloß bis zu einer siebenzelligen Zellplatte mit grünen Chloroplasten entwickelten. DE BARY bemerkt, es wäre möglich, daß dies die



Fig. 276. Lycopodium cernuum, nach TREUB. 1—10 Anfangsstadien der Bildung des Prothalliums, bei 7 schon ein Antheridium gebildet.

ersten Stadien eines hermaphroditen Prothalliums seien, es wäre aber auch denkbar, daß diese Zellplatte bereits ein junges, einer einzigen Prothalliumzelle aufsitzendes Archegon sei.

Daß die *Lycopodien* große Prothallien bilden, wurde 1873 von J. FANKHÄUSER (Ueber den Vorkeim von *Lycopodium*, Bot. Ztg. No. 1) nachgewiesen.

Bei einer Exkursion im Emmental fand FANKHÄUSER junge Pflänzchen von *Lycopodium annotinum*, von denen einige noch mit dem Prothallium in Verbindung waren.

Auf einem farblosen, unregelmäßig knollenförmigen Prothallium, das erst eine sehr junge Pflanze trug, fand er sogar noch Antheridien, womit, wenn er auch keine Archegonien sah, der Hermaphroditismus der *Lycopodium*-Prothallien bewiesen war. Er schließt denn auch der Hauptsache nach korrekt:

1) „Das Prothallium der *Lycopodien* ist unterirdisch und enthält kein Chlorophyll.“

2) „Dieses Prothallium bildet zu gleicher Zeit Antheridien und Archegonien; die *Lycopodien* haben also nur eine Art von Sporen.“

Mehr war zur Zeit der Treubschen Untersuchungen von *L. cernuum* über *Lycopodium*-Prothallien nicht bekannt. Lernen wir also zunächst die Resultate dieser ersten Untersuchung kennen.

Die keimende Spore (vergl. Fig. 276) öffnet sich den Tetradenrippen entlang mittels einer dreiarmigen Spalte, aus der das Endospor hervorragt, innerhalb dessen schon bald Chloroplasten sichtbar werden. Durch ziemlich regelmäßige Teilungen — die erste Wand kann quer oder längs verlaufen — entwickelt sich daraus ein kleiner Zellkörper.

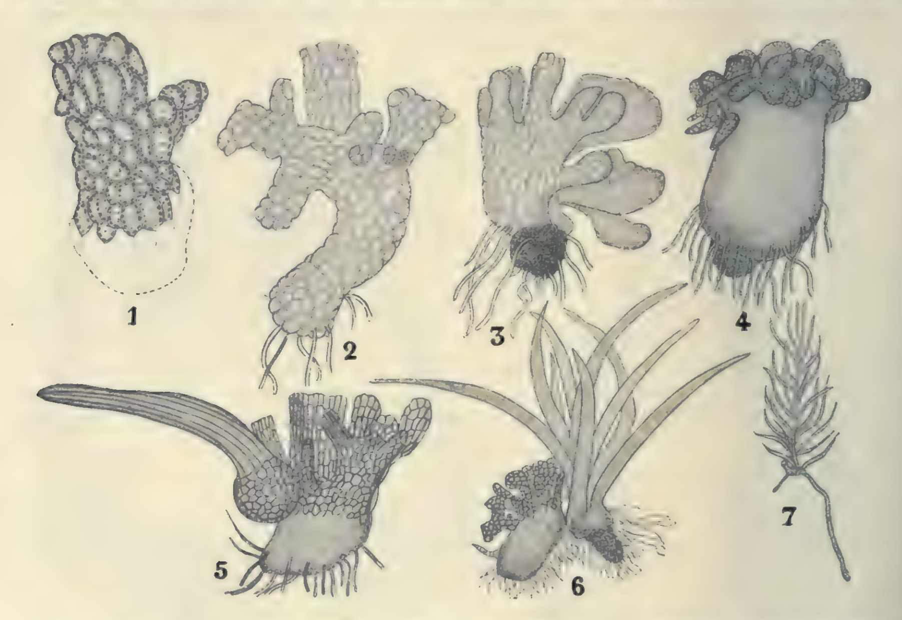


Fig. 277. Lycopodium cernuum, nach Treub. 1—4 Weitere Stadien in der Bildung des Prothalliums, Fig. 2 mit Antheridien. 5—7 Bildung der Lycopodiumpflanze.

Das erste Wachstum dieses Zellkörperchens findet mittels einer zweiseitigen Scheitelzelle statt, dieser Wachstumsmodus hört aber bald auf. Eine neue Phase in der Entwickelung fängt damit an, daß die Scheitelzelle das Abschneiden von Segmenten einstellt, sich verlängert und sich durch Querwände segmentiert, so entsteht ein Zellfaden (Fig. 276, 6). Das Ganze ist noch grün.

Das junge Prothallium besteht also jetzt aus einem von einem Zellfaden gekrönten primären Knöllchen. Alsbald fängt auch der fadenförmige Teil, der bei geringer Lichtintensität (vergl. Fig. 278, 4) sehr lang werden kann, an seiner Basis an, sich durch Längswände zu teilen, und so bildet sich also das primäre, von einem zylinderförmigen Körper gekrönte Knöllchen weiter aus. Schon dann kann ein Antheridium gebildet werden (Fig. 278, 7).

Dies geschieht in Kulturen, in der Natur ist der Zellenfaden und folglich auch das aus diesem hervorgegangene zylinderförmige Stück

meistens viel kürzer; es fehlt aber nie, so daß wir hier nicht mit einer durch zu geringe Lichtintensität hervorgerufenen Bildung, sondern mit einem normalen Entwickelungsstadium zu tun haben.

Die jüngsten in der Natur gefundenen Prothallien hatten dieses Stadium schon überschritten, bei ihnen fing eben die Spitze des zylindrischen, wie hier gleich bemerkt sei, negativ geotropischen Teiles sich zu einem gelappten Krönchen zu entwickeln an (Fig. 277, 1).

Die dunkelgrünen Lappen der Krone sind zumal bei jungen Prothallien in Vergleich zu dem übrigen Teil sehr groß und von blattartigem Aeußeren (Fig. 277, 3, 4), meistens aber zweischichtig.

Das primäre Knöllchen fängt bald an Wurzelhaare zu bilden, und in den Epidermiszellen, sowie in der darunter gelegenen Schicht tritt eine

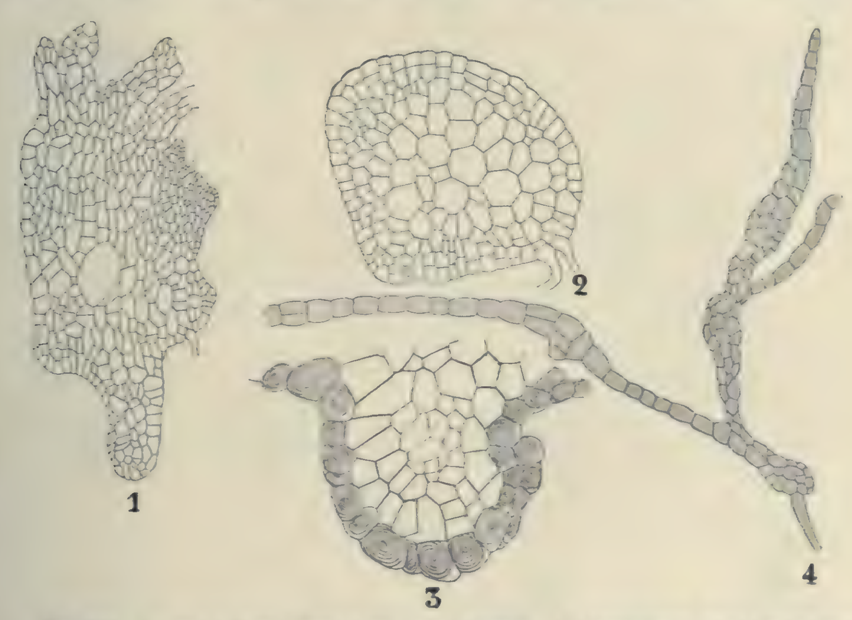


Fig. 278. Lycopodium cernuum, nach TREUB. 1 Längsschnitt eines Prothalliums 2 Querschnitt des zylindrischen Teiles eines Prothalliums. 3 Primärknöllchen eines Prothalliums im Längsschnitt, die peripheren Zellen von einem Pythium infiziert. 4 Bei Lichtmangel gewachsenes Prothallium.

Mycorrhiza auf. Auch der inzwischen stark verdickte zylindrische Teil trägt an seiner Basis Rhizoide, er wächst mittels einer unter der Krone gelegenen meristematischen Zone in die Länge.

Die Geschlechtsorgane stehen auf dieser meristematischen Zone eben unter den Kronenlappen, und zwar Archegonien und Antheridien nebeneinander um den ganzen Zylinder herum. Betrachten wir zunächst die Entwickelung der

Antheridien.

Sie gleichen den Antheridien der *Marattiaceen*. Eine Epidermiszelle teilt sich durch eine Perikline in eine äußere und in eine innere Zelle. In der äußeren Zelle wird durch zwei schiefe Wände eine dreieckige Deckelzelle ausgeschnitten. Die innere Zelle teilt sich wiederholt, wo-

durch ein Komplex von Spermatiden entsteht, welche je ein Spermatozoon bilden. Die Deckelzelle wird nicht, wie bei den *Marattiaceen*, emporgehoben, sondern wie bei den *Polypodiaceen* durchbrochen. Die Spermatozoen haben zwei Cilien und sind fast gerade.

Das Archegonium ist bei vielen *Lycopodien*, wie bei den *Bryophyten*, durch die große Zahl der Halskanalzellen charakterisiert, und das weist vielleicht auch auf eine nähere Verwandtschaft zwischen *Bryophyten* und *Lycopodien* hin. Bei *L. cernuum* aber ist nach Treub nur eine vorhanden. Uebrigens bietet die Entwickelung nichts Besonderes, und es genügt also wohl, auf untenstehende Figuren zu verweisen.

Die Entwickelung des Embryos konnte Treub in diesem ersten Artikel noch nicht völlig klarstellen.

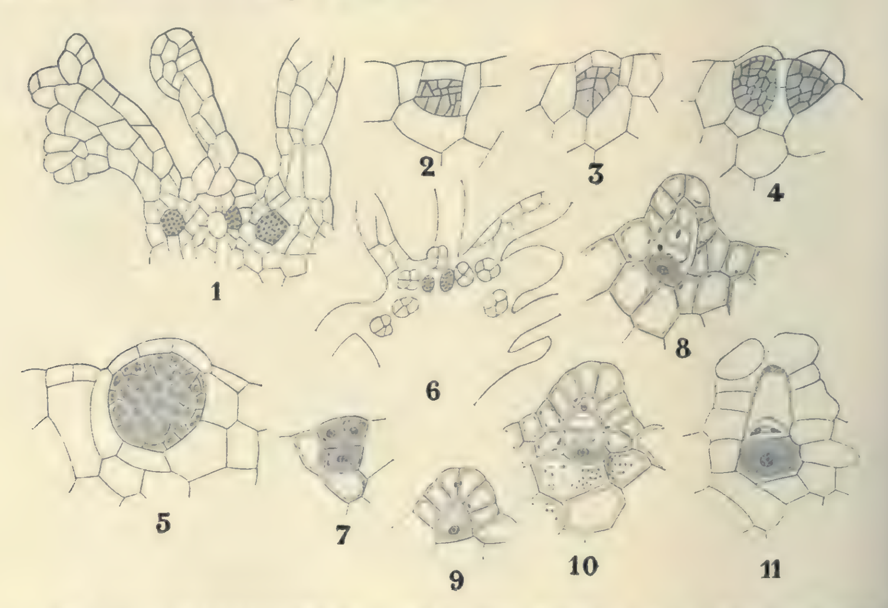


Fig. 279. Lycopodium cernuum, nach Treub. 1 Teil eines Prothalliums, drei Lappen und drei Antheridien zeigend. 2—5 Entwickelung der Antheridien. 6 Teil eines Prothalliums mit zwei Antheridien und sieben Archegonien. 7—11 Entwickelung der Archegonien.

Ich will mich denn auch damit begnügen, darauf hinzuweisen, daß das junge Pflänzchen, nachdem es, aus dem Prothallium hervorgebrochen, seine ersten Blätter gebildet hat, ganz einem sterilen *Phylloglossum* gleicht, und daß wir also allen Grund haben, letztere Pflanze im vegetativen Zustande für ein permanent embryonales *Lycopodium* zu halten. Die Knöllchenbildung von *Phylloglossum* am Ende jeder Vegetationsperiode ist aber offenbar eine Anpassung, von ihr findet sich bei der Weiterentwickelung von *L. cernuum,* wie nebenstehende Figuren zeigen, keine Spur.

Nachdem also Treub uns bei *Lycopodium cernuum* mit der vollständigen Entwickelung eines *Lycopodium*-Prothallium bekannt gemacht hatte, lehrte er uns noch einige Prothalliumtypen tropischer Arten kennen, und Bruchmann fand die Prothallien fast aller europäischen Arten.

So sind denn von 1884 bis heute die x-Generationen von 11 *Lycopodium*-Arten bekannt geworden mit dem merkwürdigen Resultat, daß

sich darunter 5 verschiedene Typen befinden. Bedenkt man nun, daß schon viel mehr als 100 *Lycopodium*-Arten bekannt sind, dann braucht wohl kaum betont zu werden, daß wir Grund haben zu der Vermutung, daß noch andere Typen gefunden werden können.

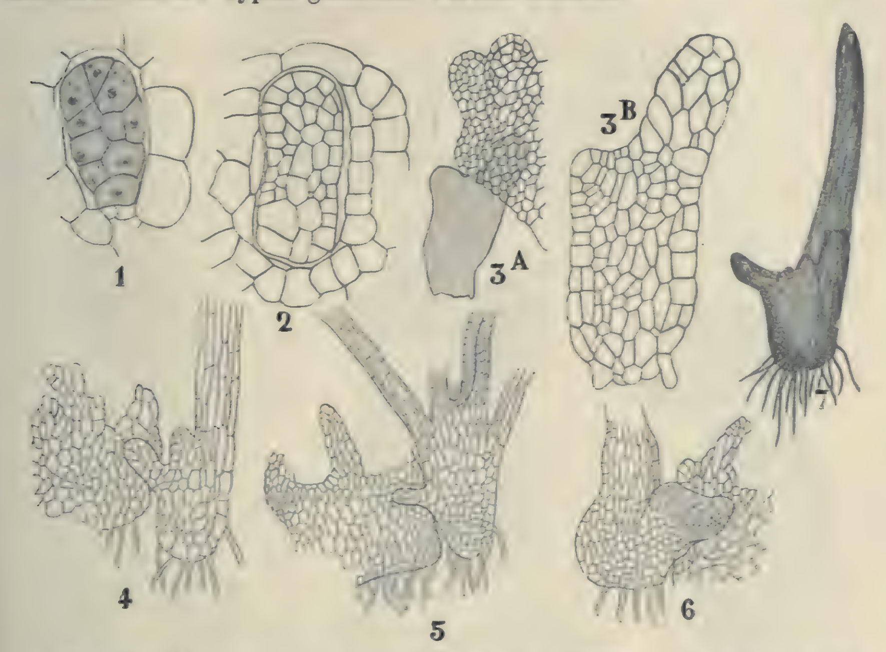


Fig. 280. Lycopodium cernuum, nach TREUB. 1—7 Entwickelung der 2x-Generation.



Fig. 281. Lycopodium cernuum, nach TREUB. 1, 2 Längsschnitte junger Pflanzen. 3 Junge Pflanze mit Protophyllen.

Die 5 Bruchmannschen Typen will ich hier nun an der Hand der ausgezeichneten Bearbeitung von Pritzel in Engler und Prantl kurz behandeln.

I. Der *Cernuum*-Typus.

Zum *Cernuum*-Typus gehören außer *L. cernuum* auch noch *L. inundatum* und *L. salakense.*

Das aufrecht im Boden steckende, unregelmäßig rübenförmige Prothallium erreicht eine Länge von etwa 2 mm. Der obere Teil ragt über den Boden hervor und trägt eine grüne Lappenkrone. Der in der Größe sehr variabele Halsteil dient zumal zur Leitung und Anhäufung von

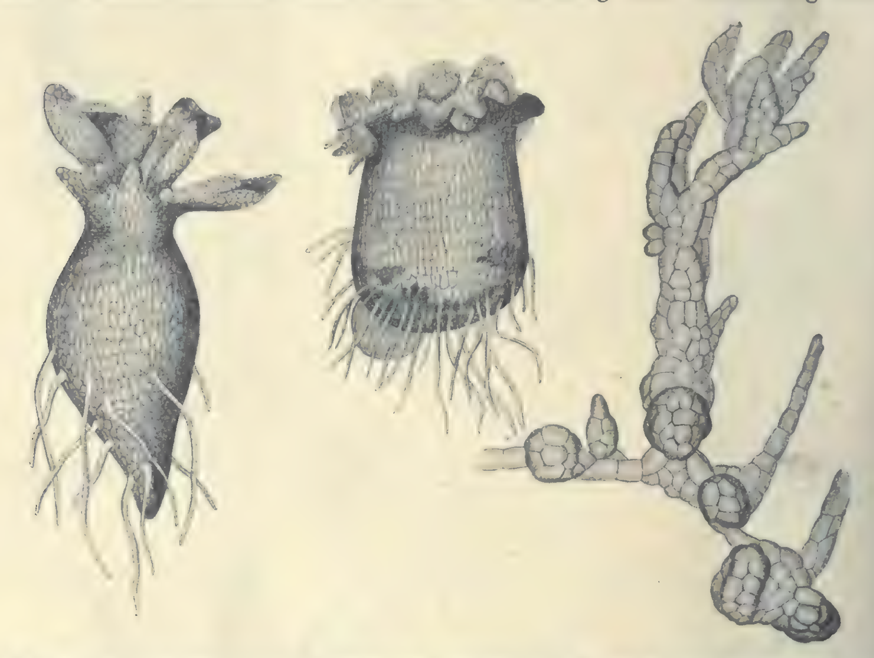


Fig. 282. Lycopodium, Typen von Prothallien. Von links nach rechts: L. inundatum nach Göbel, L. cernuum nach Treub, L. salakense nach Treub.

Nahrung und bildet auf einer schmalen Zone unterhalb der Lappenkrone Antheridien und Archegonien. Die Antheridien können aber auch an anderen Stellen, sogar auf sehr jungen Prothallien, vorkommen. Der unterirdische, knollenförmige, Nahrung aus den Boden aufnehmende Teil ist schließlich farblos, trägt einfache Wurzelhaare und besitzt in seinen peripherischen Zellenschichten eine Mycorrhiza. Die Prothallien sind also Hemisaprophyten. Im Prothallium hat nur eine geringe Gewebedifferenzierung stattgefunden. Durch Adventivsprosse können auf ungeschlechtlichem Wege diese Prothallien sich vermehren.

II. Der *Selago*-Typus.

Hierzu gehört nur *L. selago.* Es sind meistens unterirdisch, als echte Saprophyten lebende, kurze, unregelmäßig wurmförmige Prothallien, welche, unten zugespitzt, bis 0,5 cm lang werden; gelangen sie an die

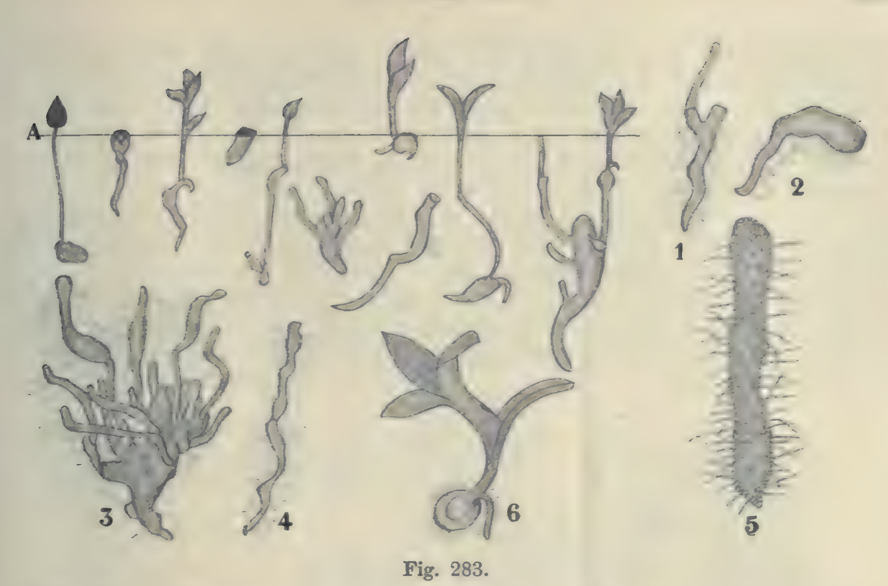


Fig. 283.

Fig. 283. Lycopodium selago, nach BRUCHMANN. A Prothallien von in verschiedener Tiefe gekeimten Sporen gebildet, die punktierte Linie gibt die Oberfläche des Bodens an. 1—4 Verschiedene Prothallienformen. 5 Normales Prothallium, stärker vergrößert. 6 Junge Pflanze noch mit dem Prothallium in Verbindung.

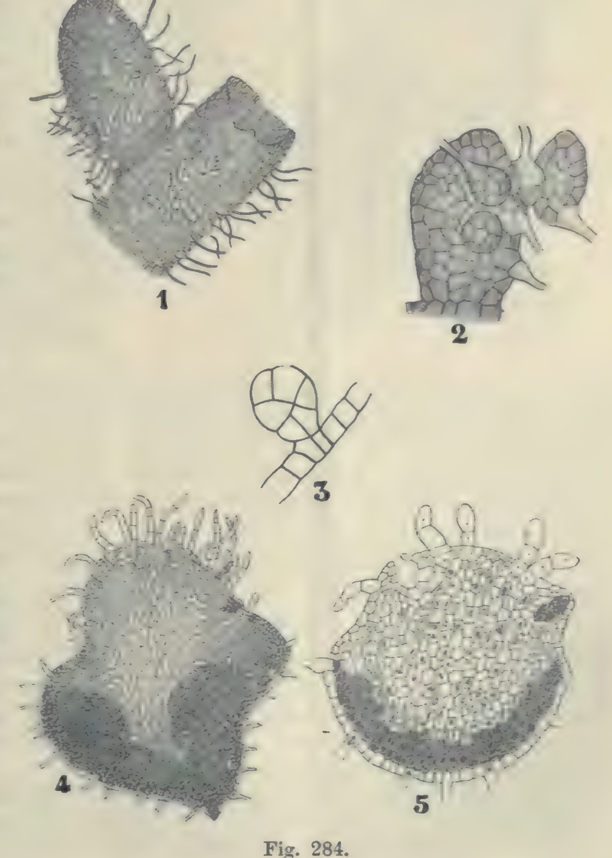


Fig. 284.

Fig. 284. L. selago, nach BRUCHMANN. 1 Teil eines langgestreckten Prothalliums mit verletzter Scheitelstelle, an dem seitlich ein adventiver Sproß entsteht. 2 Adventivbildungen an einem Prothallium. 3 Längsschnitt durch eine junge adventive Sproßbildung, die sich aus einer oberflächlichen Zelle eines größeren Prothalliums entwickelte. 4 Medianer Längsschnitt durch ein junges gedrungenes Prothallium, unten das Mycorrhiza-haltige Gewebe. 5 Querschnitt durch eine gestreckte, dorsiventrale Prothalliumform, wie die von Fig. 283, 5.

Oberfläche, so werden sie grün. Sie stehen aufrecht und tragen an ihrem oberen Teil die Geschlechtsorgane, während der untere Wurzelhaare bildet. Zwischen dem generativem und dem vegetativen Teile liegt eine meristimatische Zone, welche für das Wachstum sorgt.

Die Gewebedifferenzierung ist viel weiter als beim *Cernuum*-Typus vorgeschritten.

Unter der Epidermis befindet sich eine Reservesubstanz speichernde Zone, auf welche die Mycorrhiza beschränkt ist, diese tritt durch die spitze Basis des Prothalliums in den Boden ein. Das zentrale Gewebe dient der Leitung und hat etwas langgestreckte Zellen. Die zahlreichen Antheridien und Archegonien stehen in Gruppen, welche von mehrzelligen Paraphysen umgeben sind. Adventivsprosse werden häufig und ausgiebig gebildet.

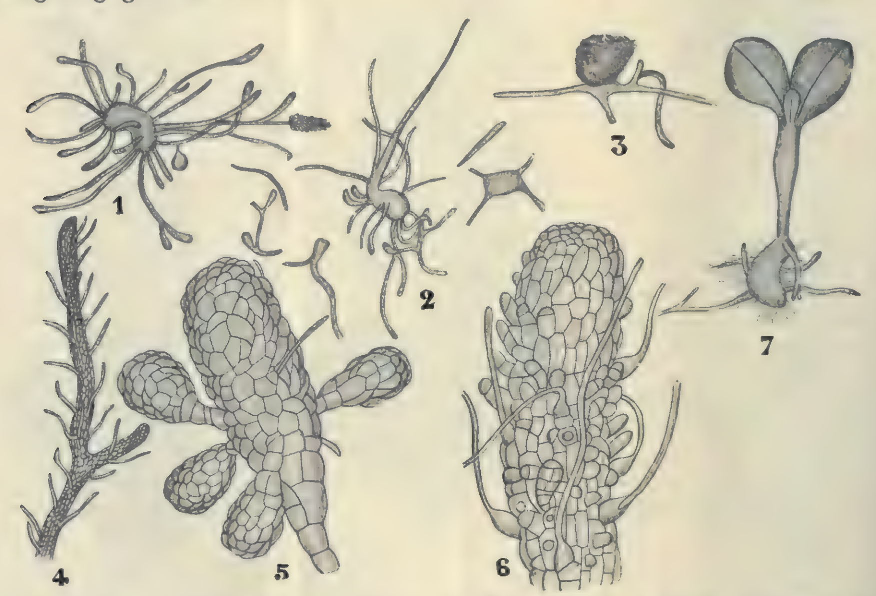


Fig. 285. Lycopodium phlegmaria, nach TREUB. 1 Intaktes Prothallium wie es sich im Substrat befindet, der verdickte zentrale Teil ist ein Sexualzweig, rechts befinden sich an der Spitze des Nebenzweiges die Brutkörner. 2 Ebenso, die Zweige unabhängig geworden. 3 Ein unabhängig gewordener Zweig, der einen Sexualast gebildet hat. 4 Vegetativer Zweig mit Rhizoiden. 5 Brutkörper, der 4 sekundäre Brutkörper gebildet hat. 6 Spitze eines Zweiges mit einer großen Zahl junger Brutkörper.

III. Der *Phlegmaria*-Typus.

Es scheint dies der Typus der tropischen epiphytischen *Lycopodien* zu sein. Bis jetzt ist es bei *L. phlegmaria*, *L. carinatum*, *L. nummularifolium* und bei *L. Hippuris* bekannt. Die Prothallien leben als echte Saprophyten während der nassen Jahreszeit unter der Borke der Bäume. Es sind ausgebreitete, fadenförmige, unregelmäßig monopodial verzweigte Formen, welche hier und da mehr oder weniger knollenförmige Anschwellungen zeigen. Bedenkt man, daß diese Epiphyten aus bodenbewohnenden Arten hervorgegangen sein müssen, daß ihre Prothallien unter der Borke und also im Dunkeln leben, und daß die terrestrischen normal knollenförmigen *L. cernuum*-Prothallien bei Dunkelkultur faden-

förmig werden können, trotzdem aber hier und da Anschwellungen aufweisen, so liegt es auf der Hand, diese Formen durch Biaiometamorphose aus dem *Cernuum*- oder einem sonstigen terrestrischen Typus hervorgegangen zu denken.

Die fadenförmigen Teile sind zylindrisch, wachsen mittels einiger, meistens mittels zweier Initialen an der Spitze und haben eine pilzfreie Epidermis mit spärlichen Wurzelhaaren. Das innere Gewebe dient der Aufbewahrung von Reservesubstanz und enthält Mycorhiza, welche die Spitze nicht erreicht und die Wurzelhaare umspinnt. Die Geschlechtsorgane entstehen auf kurzen, dicken, mehr oder weniger knolligen, aufwärts wachsenden Seitenzweigen und sind so wie die von *L. selago* von Paraphysen umgeben. Die Antheridien können auch auf der Oberseite sonst vegetativer Zweige entstehen.

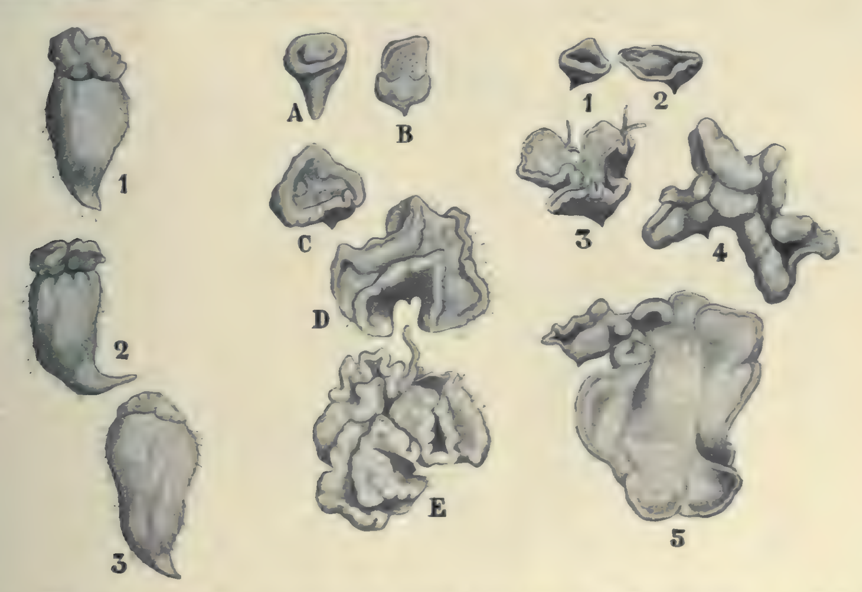


Fig. 286. I. (links) Lycopodium complanatum, nach BRUCHMANN. 1—3 Verschiedene Prothalliumformen. II. (in der Mitte) L. clavatum, nach BRUCHMANN. A—E Verschiedene Prothalliumformen. III. (rechts) L. annotinum, nach BRUCHMANN. 1—5 Verschiedene Prothalliumformen.

Die Prothallien können sich reichlich durch Brutknospen, welche aus Epidermiszellen hervorgehen und einen einzelligen Stiel haben, vermehren. Nachdem sie abgefallen sind, keimen diese sofort zu neuen Prothallien aus. Gegen die trockene Zeit sterben die Prothallien ab. Jede Zelle kann zu einer wenigzelligen Dauerbrutknospe mit dicker Cuticula auswachsen, welche die trockene Periode überlebt und zu Beginn der nassen Jahreszeit zu einem neuen Prothallium auskeimt.

IV. Der *Clavatum*-Typus.

Hierher gehört auch *L. annotinum*. Die Prothallien sind unterirdische Saprophyten, welche mehrere Jahre zu ihrer völligen Entwickelung brauchen. In jugendlichem Zustande sind sie birnförmig, mit

abwärts gerichteter Spitze, später breiter und flacher, mit oft fleischigem, gezacktem, mehr oder weniger umgebogenem Rande. Die Gewebedifferenzierung ist die höchste, welche bei irgendeinem Prothallium bekannt ist. Die Geschlechtsorgane stehen auf der Spitze und werden später vom Rande des schüsselförmigen vegetativen Teiles zum Schutz umwallt. Zwischen diesem generativen und vegetativen Gewebe liegt eine meristematische Zone.

Außen am vegetativen Teile findet sich eine Epidermis mit wenigen Wurzelhaaren, unter ihr eine dicke Rindenschicht, dann eine einzige Schicht von senkrecht zur Oberfläche stark gestreckten Zellen, die Pallisadenschicht. In dieser Schicht und in der Rinde befindet sich der endophytische Pilz, welcher durch die Prothalliumspitze in den Boden tritt. Innerhalb der Pallisadenschicht liegt ein dickes reservestoffhaltiges Gewebe und dann die Meristemzone.

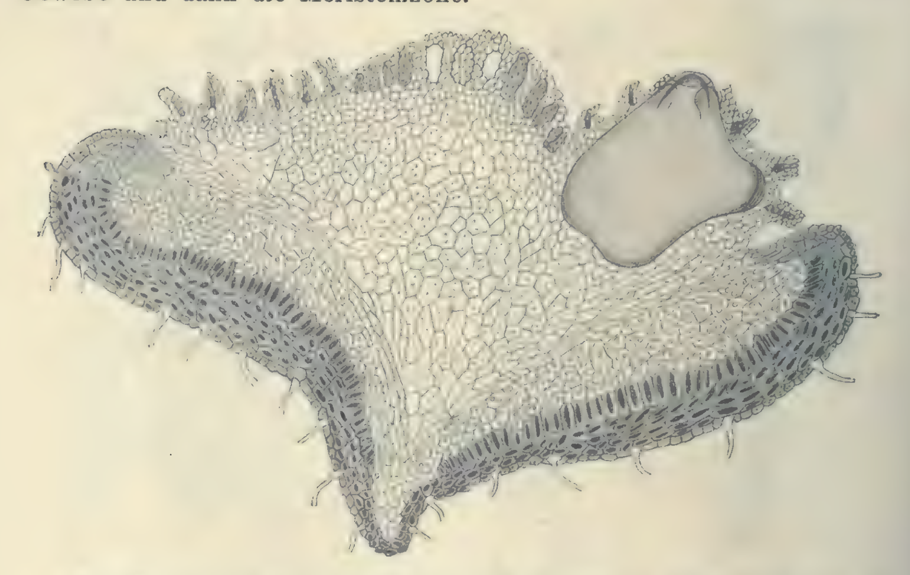


Fig. 287. Lycopodium clavatum, nach BRUCHMANN, Längsschnitt eines Prothalliums.

Die Oberseite des generativen Teiles entwickelt Antheridien und Archegonien in zentripetaler Richtung, die ältesten stehen also in der Mitte. Paraphysen, sowie ungeschlechtliche Vermehrung fehlen.

V. Der *Complanatum*-Typus.

Die Prothallien sind unterirdische Saprophyten, welche in mancher Hinsicht an die des vorigen Typus erinnern und vielleicht durch Streckung daraus entstanden sind. Der schlanke rübenförmige Körper trägt ein wulstiges Krönchen, an dem die Geschlechtsorgane entstehen und das also dem generativen Teile der Prothallien des vorigen Typus homolog ist. Zwischen dem generativen und dem vegetativen Teil findet sich eine Einschnürung, in welcher das Meristem liegt. Der vegetative Teil zeigt dieselbe Differenzierung wie der des vorigen Typus, nur daß das Reservesubstanzgewebe fehlt, welches hier von dem mehrschichtigen Pallisadengewebe ersetzt wird. Im Zentrum liegt ein aus gestreckten

Zellen bestehendes Leitgewebe. Die Mycorrhiza durchsetzt die Rinde und das Pallisadengewebe; ungeschlechtliche Vermehrung fehlt.

Am Schlusse seiner Einteilung der *Lycopodien*-Prothallien in oben charakterisierten 5 Typen kommt BRUCHMANN zu folgendem Resultat (l. c. S. 108):

„Aus den eben hervorgehobenen Tatsachen ergibt sich, daß die besonders durch ihre geschlechtliche Generation hervortretenden *Lycopodien*-Gruppen nicht in naher Verwandtschaft zueinander stehen, namentlich nicht in solcher, wie man bei Pflanzenarten, die zu einer Gattung Zusammenstellung gefunden haben, erwarten sollte. Diese Erkenntnis führt auf eine Trennung der *Lycopodien* in Gruppen oder besser noch in Gattungen, für die neue Namen zu geben ganz am Platze wäre. Es entstehen so viele Gruppen als die geschlechtliche Generation Typen erkennen läßt. . . . Diese artenarmen, jetzt noch vorkommenden *Lycopodien* sind die sehr reduzierten Nachkommen einer in der Vorzeit eine hervorragende Rolle spielenden Pflanzenfamilie, deren Abstammung von gemeinsamen Stammeltern nicht geleugnet werden kann; allein ihre sehr beträchtlichen Differenzierungen weisen auf eine lange, getrennt verlaufende Entwickelungsperiode, also auf eine Sonderung in uralter Zeit hin."

Fig. 288. Lycopodium complanatum, nach BRUCHMANN, Längsschnitt eines Prothalliums.

Die Frage, welche wir uns also stellen müssen, ist diese:

Ist es berechtigt, aus den Differenzen, welche zwischen den Prothallien der verschiedenen *Lycopodium*-Arten bestehen und welche ihren Ausdruck finden in den 5 BRUCHMANNschen Typen, zu schließen, daß diese Verschiedenheiten generische Differenzen sind, oder kann man für die Verschiedenheit dieser x-Generationen auch noch eine andere Erklärung finden?

Diese Frage ist schon von LANG, der die Prothallien von *L. clavatum* ungefähr gleichzeitig mit BRUCHMANN und unabhängig von ihm in England fand, in seinem „The Prothallus of Lycopodium clavatum L." Ann. of Bot., Vol. XIII, 1899 behandelt worden, da ihm die kurz vor dem Drucke erscheinende Arbeit BRUCHMANNS die Gelegenheit bot, die Resultate, zu welchen BRUCHMANN kam, zu besprechen.

LANG fängt mit der Gruppe von *L. cernuum*, zu welcher auch *L. inundatum* gehört, an, und charakterisiert diese als aufrecht wachsende,

massive, zylindrische Prothallien, deren oberer Teil über den Boden hervorragt und grün ist. Bei *L. cernuum* und bei *L. inundatum* sind an diesem oberen Teil blattartige Lappen vorhanden, welche bei *L. salakense* rudimentär sind oder ganz fehlen. Das Prothallium ist offenbar autotroph, wenn es auch die Hilfe eines endophytischen Pilzes hat, und LANG hält diese Prothalliumform für die primitive. Auch die jungen hieraus hervorgegangenen *Lycopodium*-Pflanzen, die 2x-Generation also, hält er für primitiv, weil sie im allgemeinen die Form von *Phylloglossum* zeigen, d. h. aus einem von TREUB deshalb Protocorm genannten Knöllchen besteht, weil er diese Knöllchen als eine primitive Form einer 2x-Generation auffaßte.

Da ich aber TREUBS Protocorm nicht für eine primitive 2x-Generation, sondern für ein adaptatives Organ halte, werde ich LANG nicht weiter in seinen phylogenetischen Betrachtungen der jungen 2x-Generation folgen, sondern mich auf die Besprechung seiner Prothallientypen beschränken.

LANG vergleicht dann in erster Linie das Prothallium von *L. selago* mit dem von *L cernuum* und kommt zu dem Resultat, daß dies ebenfalls ein aufrecht wachsendes zylindrisches Organ mit einer meristematischen Zone unter der Spitze sei, welches aber, da es unterirdisch lebt, sein Chlorophyll verloren habe, indessen seine Abstammung von einem *cernuum*-artigen Typus dadurch verrät, daß es am Lichte ergrünt. Es könne daher sehr gut als ein saprophytisch gewordenes *Cernuum*-Prothallium betrachtet werden. Die eigentümliche, wechselnde Form des *Selago*-Prothalliums kann sehr gut durch Verschiedenheit in der Tiefe des Vorkommens, sowie durch die Struktur des Bodens erklärt werden, wie die Fig. 283 zeigen. In lockerem Boden verzweigen sie sich.

Eine Krone fehlt diesen Prothallien, aber wir können einen oberen generativen von einem unteren vegetativen Teile unterscheiden. Bei *L. complanatum* ist dieser generative Teil ungefähr wie ein Krönchen entwickelt, bei *L. clavatum* und *L. annotinum* wird er flach, schüsselförmig, alsbald mit stark einwärts gebogenen Rändern. Alle diese Formen lassen sich aber sehr gut als saprophytisch gewordene Prothallien des *Cernuum*-Typus erklären, so daß LANG sie zu einer mit *L. selago* anfangenden Gruppe zusammenfügt, da diese durch ihre bisweilen ergrünenden Prothallien den Uebergang zum *Cernuum*-Typus bildet.

Der dritte von LANG unterschiedene Typus ist der von *L. phlegmaria, L. carinatum, L. Hippuris* und *L. nummulariaefolium,* welche er ebenfalls, etwa in der oben von PRITZEL entliehenen Weise, von einem *Cernuum*-Typus ableitet, als Grund der Veränderung die epiphytische Lebensweise betrachtend.

LANG kommt also zu folgendem Resultate, dem ich vollkommen beipflichte, daß nämlich die verschiedenen Typen der *Lycopodien*-Prothallien durch Anpassung eines grünen *Cernuum*-artigen Prothalliums an saprophytische und epiphytische Lebensweise erklärt werden können, und daß kein Grund vorliegt, mit BRUCHMANN darin fundamental verschiedene Typen zu sehen, welche zu einer Zerlegung des Genus *Lycopodium* in mehrere Genera führen sollten.

Wir bemerkten schon kürzlich, daß bei vielen *Lycopodien* die Zahl der Halskanalzellen im Archegonium sehr groß sein kann und daß diese dadurch an die *Bryophyten* erinnern. So fand, um ein Beispiel zu nennen, Miß LYON (Bot. Gaz., Bd. XXVII) bei *L. complanatum* deren 14—16, während BRUCHMANN fand, daß der Hals des Archegons statt aus 4,

bisweilen aus 5 Längsreihen, ein anderes *Bryophyten*-Charakteristikum, bestehen kann.

Die Archegonien der *Lycopodien* gleichen also denen der *Bryophyten* mehr als denen von irgendeiner *Pteridophyte*, und wenn man nun dabei im Auge behält, daß beide Gruppen biciliat sind, scheint es mir berechtigt, anzunehmen, daß die *Bryophyten* und die *Lycopodiaceen* eine freilich sehr weit zurückliegende, gemeinsame Abstammung haben.

Betrachten wir jetzt einmal die

Embryoentwickelung.

Wir begegnen hier sofort einer Eigentümlichkeit, welche wiederum auf eine Verwandtschaft zwischen *Lycopodien* und *Bryophyten* hinzudeuten

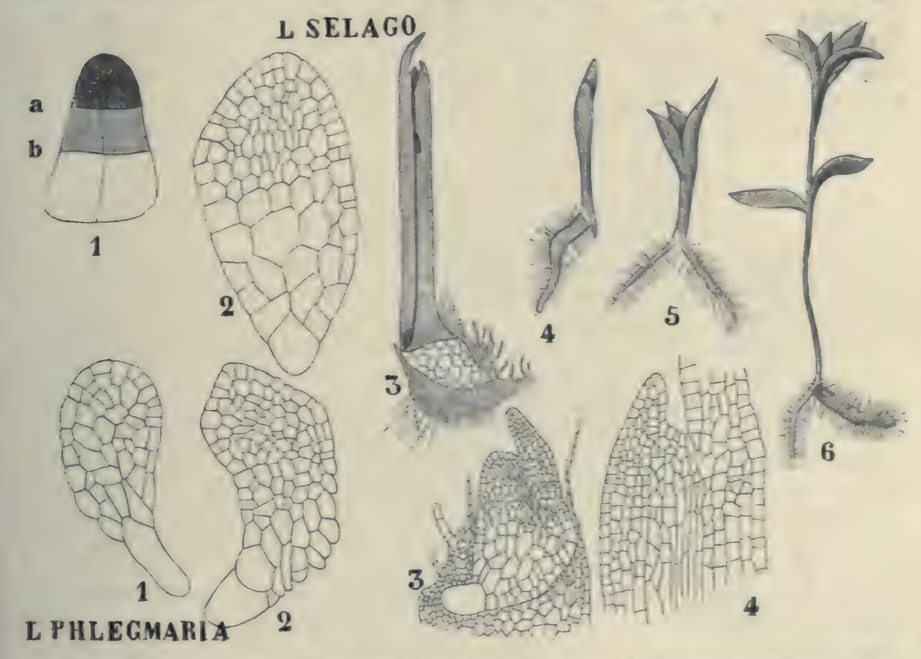


Fig. 289. I. Lycopodium selago, nach BOWER. 1 Diagramm, die erste Segmentierung der Zygote zeigend. a Die erste Wand, welche den Suspensor abschneidet. b Die Wand, welche die Fußetage von der Stammetage trennt, letztere weiß gelassen. 2—6 Weitere Entwickelung des Embryos nach BRUCHMANN. II. Lycopodium phlegmaria, nach TREUB. 1—4 Entwickelungsstadien des Embryos.

scheint, nämlich dem Umstande, daß die erste Wand in der Zygote eine untere von einer oberen Zelle trennt, und daß die eine (die obere), von TREUB Suspensor genannte Zelle sich nicht weiter entwickelt, die andere (die untere) vielmehr allein den Embryo bildet.

Das erinnert uns an die Embryoentwickelung bei den *Jungermanniaceen*, bei denen die eine Hälfte der Zygote auch nicht zur Entwickelung kommt, nur ein Anhängegebilde am Fuße bildet wie auch hier bei *Lycopodium*, und ebenfalls wie auch hier vermutlich als Saugorgan dient.

PRITZEL legt Wert auf den wichtigen Unterschied, welcher hierdurch zwischen den *Bryophyten* und *Lycopodien* einerseits und zwischen den *Filicineen* andererseits besteht, aber ... Miß LYON hat in der Bot. Gaz.,

1906, nachgewiesen, daß bei *Botrychium obliquum,* bei einer *Filicinee* also, ebenfalls ein Suspensor gebildet wird, und BOWER teilte auf der Leicester Meeting der British Association mit, daß er die Präparate von Miß LYON untersucht und vollkommen überzeugend gefunden habe. Diese Eigentümlichkeit der *Lycopodiaceen* kann also als Argument für ihre Verwandtschaft mit den *Bryophyten* nicht benutzt werden.

Sehen wir uns jetzt einmal die verschiedenen Typen der bei den *Lycopodien* vorkommenden Embryoentwickelung an.

Zunächst wird die Zygote mittels einer Querwand in den sich nicht oder kaum weiter teilenden Suspensor und in die Embryomutterzelle zerlegt. Letztere teilt sich darauf durch zwei senkrecht zur ersteren Wand und senkrecht aufeinander stehende Wände in Quadranten. In jedem von diesen tritt nun eine senkrecht auf der Archegoniumachse stehende Wand auf, wodurch der Embryo in Oktanten zerlegt wird. Die 4 Zellen zwischen der Oktantenwand und dem Suspensor bilden den Fuß, die an der anderen Seite der Oktantenwand gelegenen die eigentliche *Lycopodium*-Pflanze. Bei der weiteren Entwickelung treten nun Verschiedenheiten auf.

A. Der Typus von *L. cernuum, L. salakense* und *L. inundatum.*

Bei diesen Arten bleibt der Fuß sehr klein; er braucht auch nicht lange als Saugorgan zu fungieren, denn das Pflänzchen bricht schon bald aus dem Prothallium hervor. In jenem Stadium ist die eigentliche Embryoetage nur noch ein undifferenzierter Gewebekörper, welcher sich zu einem bodenwärts gerichteten Knöllchen entwickelt, das von TREUB mit dem Namen Protocorm belegt wurde. Es bildet alsbald Wurzelhaare, und nährt sich mit Hilfe des bald eindringenden endophytischen Pilzes. Dieses Protocorm bildet darauf an seinem Scheitel einen spitzen Höcker, der, ohne eine Scheitelzelle gebildet zu haben, zum ersten Blatte, zum Kotyledon, auswächst. Alsbald entstehen in der Nähe des ersten Blattes mehrere, die sogenannten Protophylle TREUBS. Dann tritt eine neue Phase in der Entwickelung ein; neben dem jüngsten Blatte entwickelt sich der eigentliche Stammvegetationskegel und darauf in der Nähe des Stengels ebenfalls aus dem Protocorm die exogen entstehende erste Wurzel.

Der Stammvegetationspunkt bildet nun die eigentlichen Blätter, und damit ist die junge Pflanze fertig.

TREUB erblickt nun in diesem Protocorm ein phylogenetisch wichtiges Organ, nämlich eine noch undifferenzierte 2x-Generation, wie wir uns eine solche bei den Ahnen aller *Pteridophyten* aus der Zygote hervorgegangen denken sollen.

GÖBEL aber meint darin nur ein knollenförmig angeschwollenes Hypokotyl sehen zu müssen, das später, wie gewöhnlich, eine Wurzel bildet. Er weist darauf hin, daß ähnliche „Protocormen" bei *Orchideen, Streptocarpus, Utricularia* und gewissen *Podostomaceen* auftreten.

Wir wissen, daß auch bei den *Phanerogamen* die Kotyledonen nicht am Stammvegetationspunkte, der Plumula, entstehen, sondern am sogenannten Hypokotyl, so daß mir die GÖBELsche Auffassung recht einleuchtend erscheint.

Wir haben es hier wohl mit einer Anpassungserscheinung zu tun, vielleicht in Verbindung mit der Ernährung durch den endophytischen Pilz,

welcher ein frühes Erscheinen der Wurzel unnötig macht, während das Knöllchen vielleicht als Wasserreservoir, wie bei so vielen Epiphyten, dient. Phylogenetisch scheint mir denn auch der Protocorm ohne Wichtigkeit.

B. Der *Selago*-Typus.

Die Fußetage wird hier etwas umfangreicher und dringt tiefer in das Prothallium ein. Die Embryoetage bildet sofort das Hypokotyl, welches an das Licht tritt, ergrünt und flache kleine Blättchen bildet, welche von den folgenden nur wenig abweichen. Ein Protocorm wird nicht gebildet, die Wurzel entsteht an der Basis des Hypokotyls.

Dieser Typus ist also, da ihm das Anpassungsorgan, der Protocorm, fehlt, wohl als der primitivste zu betrachten.

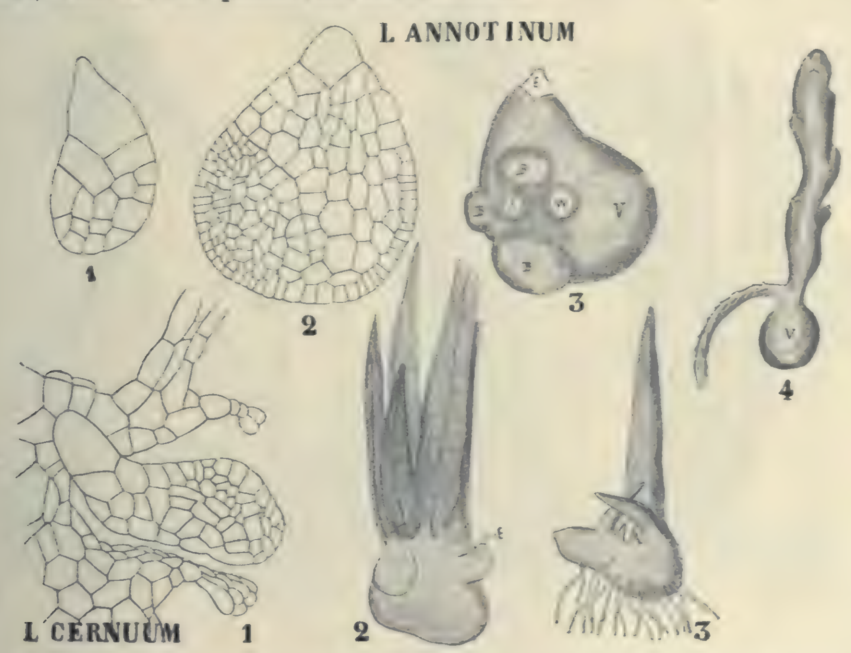


Fig. 290. I. Lycopodium annotinum, nach BRUCHMANN. 1, 2 Junge Embryonen im Längsschnitt. 3 Junger Embryo, von oben betrachtet. S Stammscheitel. W Wurzel. B Blätter. V Fuß. E Embryoträger. 4 Junge, unterirdisch gewachsene Keimpflanze. V Fuß, links die erste Wurzel, oben der Stengel mit Schuppenblättern. II. Lycopodium cernuum, nach TREUB. 1 Junger Embryo, aus dem Prothallium hervorsprossend, rechts der Anfang des Protocorms. 2, 3 Embryonen, den Protocorm zeigend. E Embryoträger.

C. Der *Phlegmaria*-Typus.

Dieser ist dem vorigen sehr ähnlich, der Fuß bildet aber papillenartige Saugzellen.

D. Der Typus von *L. clavatum, annotinum* und *complanatum.*

Bei diesen wächst der Fuß zu einem großen voluminösen Saugorgan heran. Die Embryoetage differenziert sich ohne Bildung eines Protocorms noch innerhalb des Prothalliums zu einem Hypokotyl und zu einer Wurzel. Das Hypokotyl bildet an seiner Spitze 2 Paar opponierte

schuppenförmige Blättchen. Später bildet der Stammvegetationspunkt ähnliche Blättchen, welche, wenn sie, oft erst nach Jahren, die Oberfläche des Bodens erreichen, zu gewöhnlichen Blättern heranwachsen.

Die Auffassung BOWERS, daß die außerordentliche massige Entwickelung des Fußes bei dieser Gruppe dadurch entstand, daß der unterirdisch wachsende Embryo während langer Zeit auf den Nahrungsbezug aus dem Prothallium angewiesen ist, scheint mir sehr richtig.

Ich glaube also, daß wir ruhig schließen dürfen, daß dem Protocorm keine phylogenetische Bedeutung zukommt, und daß sich die abweichenden Formen der *Lycopodien*-Embryonen durch Anpassung an saprophytische und epiphytische Lebensweise erklären lassen, um so mehr als

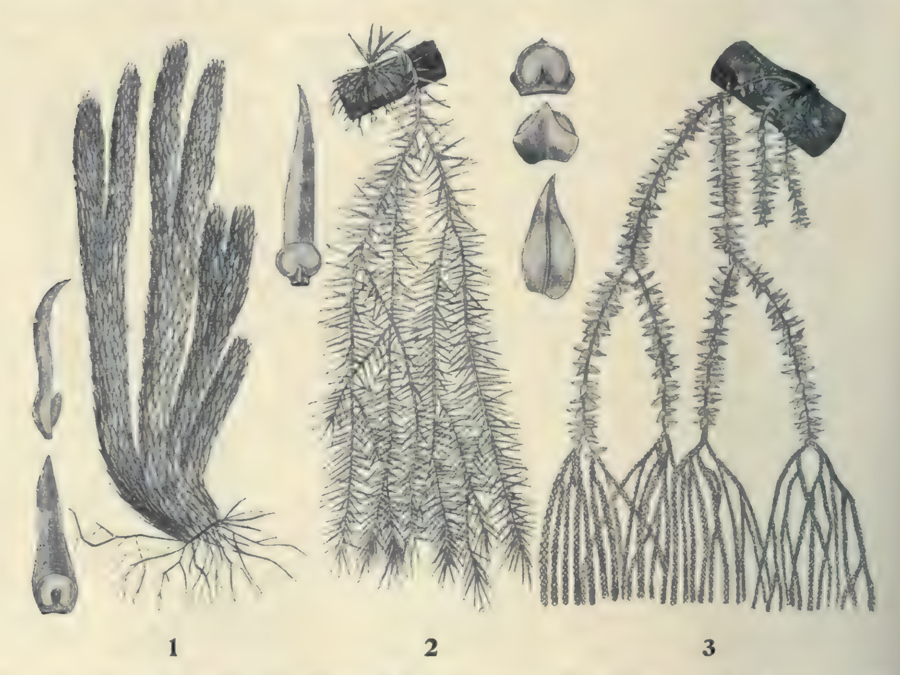


Fig. 291. Habitusbilder verschiedener Lycopodien, nach PRITZEL. 1 Lycopodium saururus. 2 L. linifolium. 3 L. phlegmaria.

protocormartige Knöllchen bei *L. cernuum* an den Wurzeln und bei *L. inundatum* an den jungen Blättern gebildet werden können. Wir haben jetzt die x-Generation der *Lycopodien* wohl genügend betrachtet und wenden uns der 2x-Generation zu. Fangen wir mit dem

Stengel

an. Wir müssen in bezug auf den Aufbau des Stengels bei den *Lycopodien* zwei Subgenera unterscheiden:

I. **Urostochya** PRITZEL (= **Selago** SPRING + **Phlegmaria** BAKER).

Die Verzweigung geht bei diesem Subgenus nicht von einem gut differenzierten Hauptstengel aus, sondern beruht, wie obenstehende Figuren zeigen, auf gleichwertiger Gabelung. Die steif aufrechten Arten sind nicht

oder nur spärlich, die hängenden oder teilweise kriechenden Arten wiederholt gegabelt.

Auch bei den teilweise kriechenden Arten treten die Wurzeln nur an dem am weitesten zurückgelegenen Stengelende auf, nie wird ein in seiner ganzen Länge wurzelndes Monopodium gebildet. Als Urtypus dieser Gruppe darf *L. selago* betrachtet werden.

II. Rhopalostachya.

Die Verzweigung findet von einer mehr oder weniger ununterbrochenen Hauptachse ausgehend statt und ist also nur bei den jüngsten Zweigen gabelig, sonst, von außen betrachtet, monopodial.

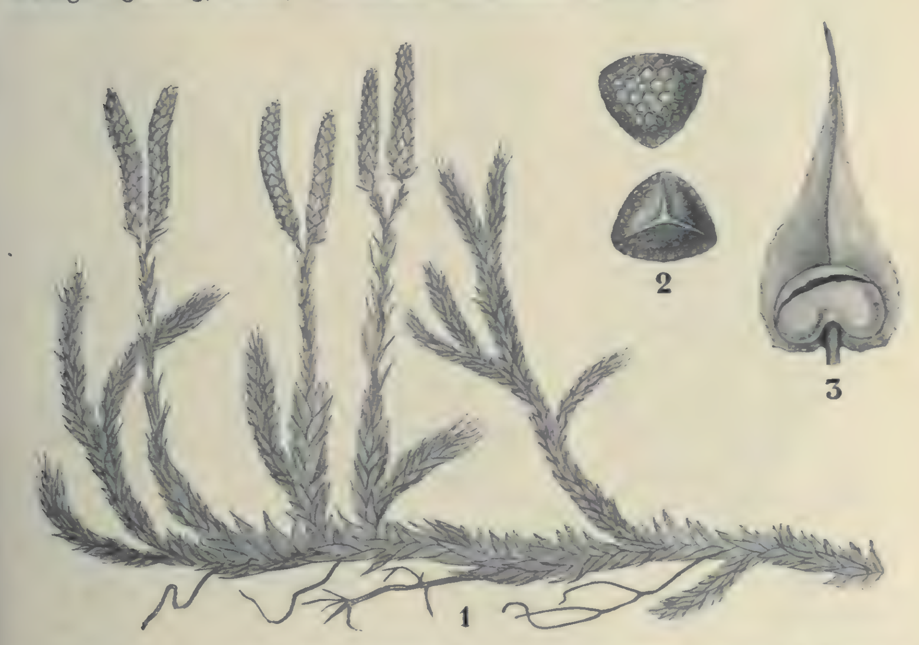


Fig. 292. Lycopodium clavatum, nach STRASBURGERs Lehrbuch. 1 Habitus. 2 Sporen. 3 Sporophyl mit Sporangium.

Die aufrechten Arten, wie das in Fig. 293 abgebildete *L. cernuum*, sind reichlich strauchartig verzweigt, die liegenden besitzen eine kriechende, an der ganzen Unterseite wurzelnde Grundachse, aus der aufrechte Seitenzweige entspringen, welche sich bei verschiedenen Arten sehr verschieden verhalten (vergl. die Figuren von *L. clavatum* und *L. volubile*).

Der Vegetationspunkt der *Lycopodien* ist meistens flach und breit (*L. selago*), bei anderen Arten, z. B. bei *L. clavatum*, stumpf-kegelförmig. Eine eigentliche Scheitelzelle fehlt; wohl aber findet man hier und da mehr oder weniger deutliche und mehr oder weniger zahlreiche Initialen.

Die Blätter entstehen als Ausstülpungen am Vegetationspunkt. Sie sind einfach gebaut, auf ihren Bau und ihre Stellung kommen wir später zurück. Im Gegensatz zu den höheren Pflanzen werden die Zweige stets oberhalb der jüngsten Blätter angelegt und ganz unabhängig von diesen.

Dichotomie tritt, wie bei *Psilotum*, dadurch auf, daß der Vegetationspunkt in der Mitte aufhört sich zu teilen, und daß seitlich neue Vegetationspunkte auftreten. Will man Dichotomie also definieren als eine Teilung der Scheitelzelle in zwei neue Scheitelzellen, so ist dies keine echte Dichotomie, da eine Scheitelzelle überhaupt fehlt. Man soll aber nicht vergessen, daß dichotome und laterale Verzweigung nur graduell verschieden sind. Eine laterale Verzweigung nähert sich der dichotomen um so mehr, in einem je jüngeren Segment der Zweigvegetationspunkt entsteht, und man würde also eine dichotome Verzweigung gewissermaßen definieren können als eine laterale, bei der der Zweigvegetationspunkt in der Scheitelzelle des Hauptstengels entsteht. Laterale Verzweigung kommt beim Subgenus *Rhopalostachya* dadurch zustande, daß seitliche Protuberanzen an der dorsalen Seite am Vegetationspunkt auftreten.



Fig. 293. I. Lycopodium cernuum. II. L. volubile. Beide nach PRITZEL.

Der Stamm besitzt zwei Systeme von Gefäßbündeln: die eigentlich kaulinäre zentrale Stele und die Blattbündel.

Die Anatomie des *Lycopodien*-Stammes wurde 1905 von JONES (The Morphology and Anatomy of the stem of the Genus Lycopodium, Transact. Linn. Soc., March 1905) vergleichend untersucht. Er unterscheidet folgende 2 Typen:

I. Die kriechenden Formen, von welchen *L. clavatum* der Grundtypus ist, welche eine Stele besitzen, in der alternierende Xylem- und Phloemplatten vorkommen.

II. Der tropisch-epiphytische Typus, für welchen *L. squarrosum* der Grundtypus ist, bei dem in der Stele das Phloem mehr oder weniger isolierte Stränge im Xylem bildet.

PRITZEL wies aber bei *L. serratum* das Vorkommen einer echten Actinostele mit tetrarchem Xylem nach, fand auch Formen, welche durch

gebogene Xylembände zur Actinostele hinüberneigen (*L. annotinum*), und Formen wie *L. phlegmaria*, welche zwischen den JONESschen Typen durch Unregelmäßigkeiten in den Leptomplatten vermitteln. Untenstehende von PRITZEL entliehene Figuren mögen dies verdeutlichen.

STRASBURGER (Bot. Praktikum) hält die Stele von *Lycopodium* für eine durch Fusion aus mehreren Stelen entstandene Gamostele. In ihrem Artikel (The young sporophytes of Lycopodium complanatum and L. clavatum, Ann. of Bot., 1907, p. 211) erklärt sich Miß WIGGLESWORTH aber mit der Meinung von JONES einverstanden, daß kein Grund vorliege, die *Lycopodium*-Stele als eine Gamostele zu betrachten.

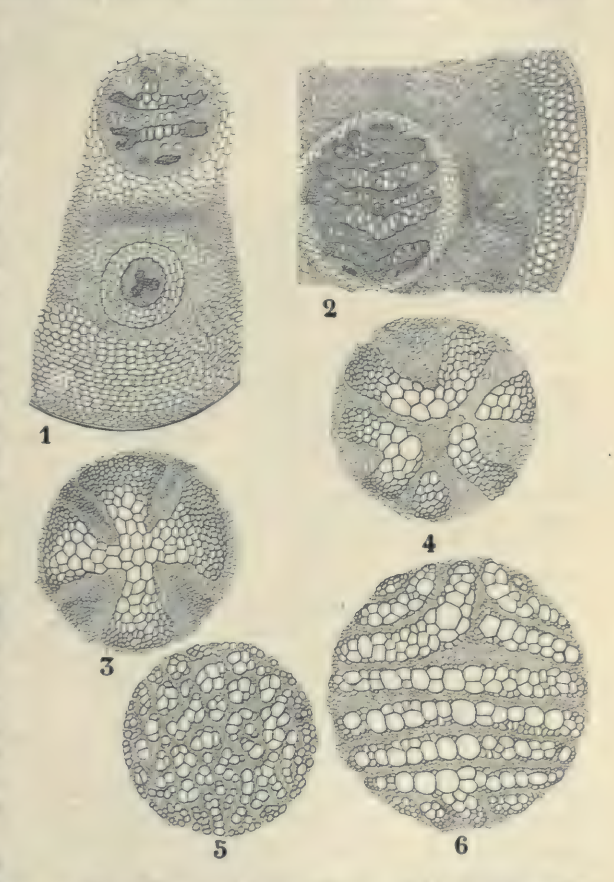


Fig. 294. 1 Lycopodium phlegmaria, Teil eines Querschnittes durch ein älteres Stengelstück, im Rindenkörper eine abwärts wachsende Wurzel. 2 Teil eines Querschnittes durch einen Sproß von L. Chamaecyparissus. 3 Querschnitt durch die Stele von L. serratum. 4 Ebenso von L. annotinum. 5 Ebenso von L. cernuum. 6 Ebenso von L. volubile. 4 nach SACHS, die übrigen nach PRITZEL.

Das Xylem wird zentripetal gebildet (Figur 297, 1), das Protoxylem besteht aus spiralig oder ringförmig verdickten Elementen; das übrige Xylem aus getüpfelten bis leiterförmigen.

Die Anordnung der Xylem- und Phloemstrahlen ist nach den Untersuchungen von Miß WIGGLESWORTH vielen Veränderungen unterworfen, zumal in dem unteren Teile des Stammes, wo die vielen Widerstände im Boden einen sehr unregelmäßigen Verlauf des Stammes verursachen.

Die Xylemstränge vereinigen sich hier wiederholt und gehen dann wieder auseinander, oder es kann durch eine Ausdehnung der Protoxylemelemente an der Peripherie eine weitere Verteilung stattfinden.

Der junge Sporophyt zeigt aber Neigung zur Bildung eines soliden Xylemstranges im Zentrum der Stele (Fig. 297, 1), und in den höheren Teilen der Pflanze, wo die Entwickelung weniger gestört wird, ist die Anordnung der Xylem- und Phloemstränge konstanter.

Dort entsteht bei *L. complanatum* ein triarcher oder tetrarcher Zustand, der bei triarcher Ausbildung stark an die Stele in den kleinen

Zweigen von *Psilotum* oder in den jungen *Sphenophyllum*-Stämmchen vor Anfang des Dickenwachstums erinnert.

Höher hinauf, in dem älteren Sporophyll von *L. complanatum*, ist das Bündel hexarch und zeigt überdies Neigung in die bandförmige Anordnung überzugehen, da die Xylemmasse durch ein Phloemband in zwei Teile getrennt wird. Um die Stele herum ist stets eine deutliche Endodermis vorhanden. Wir können also meines Erachtens ruhig sagen, daß die verschiedenen Steleformen bei den *Lycopodium*-Stämmen nicht als eine Gamostele, sondern als Modifikationen einer Actinostele aufzufassen sind.

Betrachten wir jetzt die

Blätter.

Alle *Lycopodium*-Blätter entstehen am Vegetationspunkt als kleine Protuberanzen und wachsen ohne Scheitelzelle. Wir müssen unterscheiden zwischen Protophyllen oder Kotyledonen, die vom Hypokotyl gebildet werden, den einzigen vegetativen Blättern von *Phylloglossum*, und den Stengelblättern. Da im Gegensatz zu *Phylloglossum* bei *Lycopodium* diese Protophylle nur ein sehr ephemeres Dasein führen, können wir uns auf die Besprechung der eigentlichen Stengelblätter beschränken. Die Blätter der *Lycopodien* sind im Vergleich zu den oft sehr langen Stengeln auffallend klein, sie erreichen höchstens eine Länge von 3 cm. Sie sind aber so zahlreich und stehen so dicht gedrängt, daß sie sich dachziegelig decken und den Stengel dem Auge entziehen. Bei den meisten Arten leben sie so lange wie das Stengelstück, welches sie trägt, oft aber, z. B. bei *L. cernuum*, fallen sie ab, und die unteren Stengelteile werden kahl.

Die Blattstellung ist sehr variabel, dieselbe Pflanze zeigt oft auf verschiedener Höhe quirlige und spiralige Anordnung. Die Spiralen zeigen sehr kleine Divergenzen, z. B. *L. clavatum* $^2/_9$, $^2/_{11}$, $^2/_{13}$, $^2/_{15}$, $^2/_{17}$. In Verbindung mit der dichten Stellung führt dies zur Entstehung von 2—8 auffallenden Orthostichen.

Bei gewissen *Lycopodien*, z. B. bei *L. complanatum*, sind die Blätter opponiert und dekussiert.

Bei solchen Formen kommt denn auch Heteromorphie der Blätter, sogenannte Anisophyllie, vor (Fig. 295, 7, 8, 10, 11). Bei *L. complanatum* sind nur die Seitenblätter gut entwickelt, die unteren an der Schattenseite gelegenen stark reduziert und fast farblos.

Es sind zumal die lateralen Blätter, welche die Photosynthese besorgen, sie sind nicht nur größer als die dorsalen und ventralen, sondern auch anders gebildet. Sie bilden nämlich auf ihrer unteren Hälfte einen Kiel (Fig. 295, 10), der etwas an den Flügel der *Fissidens*-Blätter erinnert, durch den die Oberfläche des assimilierenden Sprosses vergrößert wird.

Auch die Ober- und Unterblätter sind verschieden, erstere sind größer und dunkelgrün, letztere kleiner und blaß. Im Vegetationspunkt ist noch kein Größenunterschied sichtbar, dieser tritt aber alsbald ein. Auch *L. alpinum* (Fig. 295, 12—15) zeigt ähnliche Verschiedenheiten. Bei beiden Arten sind die unterirdischen Stengel isophyll und ihre Blätter sind spiralig gestellt. Während der Ontogenese geht hier also die spiralförmige Isophyllie in dekussierte Anisophyllie über.

Göbel konnte nun nachweisen, daß die Anisophyllie von *L. complanatum* ebenso wie die dekussierte Blattstellung vom Lichte bestimmt wird. Im Herbst verdunkelte er mittels Ueberstülpung mit einem Blumen-

topf dekussierte anisophylle Sprosse wilder Pflanzen von *L. complanatum*, und es stellte sich nun heraus, daß die von diesen im Frühjahr gebildeten Sprosse radiär und isophyll waren und spiralige Blattstellung hatten (Fig. 295, 9). Bei *L. complanatum* haben wir also eine durch Biaiometamorphose hervorgerufene Anisophyllie, welche bei weitaus den meisten *Selaginellen* offenbar erblich geworden ist. Bei *L. volubile*, einer auf Java bis hoch in die Bäume kletternden Art, ist eine eigentümliche Dimorphie von Zweigen und Blättern entstanden. Die Hauptzweige sind radiär beblättert, und jedes Blatt bildet eine Art stumpfen Haken an seiner Basis, welcher als Kletterhaken fungiert. Die Zweige höherer Ordnung klettern nicht, sind dorsiventral und dekussiert in der Weise wie bei *L. complanatum*.

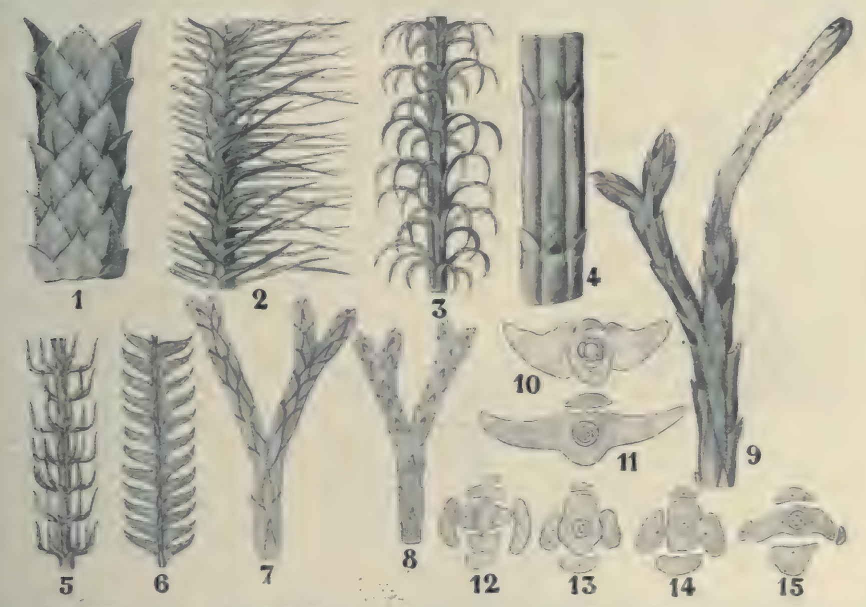


Fig. 295. 1—6 Sproßstücke verschiedener Lycopodium-Arten zur Veranschaulichung der Blattformen und der Blattstellungen, nach PRITZEL. 1 L. rufescens HOOK. 2 L. mandioccanum RADDI. 3 L. reflexum LAM. 4 L. casuarinoides SPRING. 5 L. cernuum L. 6 L. volubile FORST, von der Oberseite. 7—11 L. complanatum, nach GÖBEL. 7, 8 Dorsiventraler Sproß, links von der Licht-, rechts von der Schattenseite. 9 Im Dunkeln erwachsener und daher radiärer Sproß. 10, 11 Querschnitte durch einen dorsiventralen Sproß höherer Ordnung. 10 An der Spitze. 11 Weiter unten, die Schattenseite nach oben, die Lichtseite nach unten gewendet. 12—15 L. alpinum, nach GÖBEL. Querschnitte durch einen Sproß auf verschiedenen Höhen, 12 am höchsten, 15 am tiefsten. Die Lichtseite nach oben, die Schattenseite nach unten gewendet.

Die Blätter sind meistens mehr oder weniger flach nadelförmig, gerade oder gekrümmt; oft auch sind sie schmal eiförmig, oder dreieckig schuppig, selten fast kreisrund, bisweilen pfriemenförmig haarartig, ja sogar seitlich komprimiert. Bei *L. casuarinoides* sind sie an den älteren Teilen zu Schuppen reduziert. Alle Uebergänge von dünnen zu fleischigen Blättern kommen vor. Oft sind die Blätter herablaufend, wodurch der Stamm gerippt oder kantig wird.

Die Mittelrippe (andere Nerven fehlen) ist meistens deutlich und oft hervorspringend.

Die Blätter sind stets ungeteilt, ganzrandig oder mit kleinen Zähnen oder Cilien versehen, abgesehen von einem bisweilen vorhandenen Scheitelhaare kahl.

Die Ränder sind oft ober- oder unterwärts eingebogen. Die Blätter stehen senkrecht ab oder sind aufgerichtet bis angedrückt, selten gekrümmt oder zurückgeschlagen (*L. reflexum*).

Die Anatomie der Blätter zeigen untenstehende Figuren. Die Epidermiszellen sind längsgestreckt und zeigen bei den Xerophyten und Epiphyten stark verdickte Wände. Die Außenwände sind stark verkorkt, selten verholzt (*L. annotinum*). Bei vielen Epiphyten sind die Außenwände getüpfelt, vielleicht um Wasser aufzunehmen. Spaltöffnungen finden sich auf einer oder auf beiden Blattseiten. Die Epidermis ist fast oder ganz chlorophyllfrei, dient auch nicht der Wasserspeicherung und enthält nur bei gewissen hochandinen Arten in den Wänden einen roten

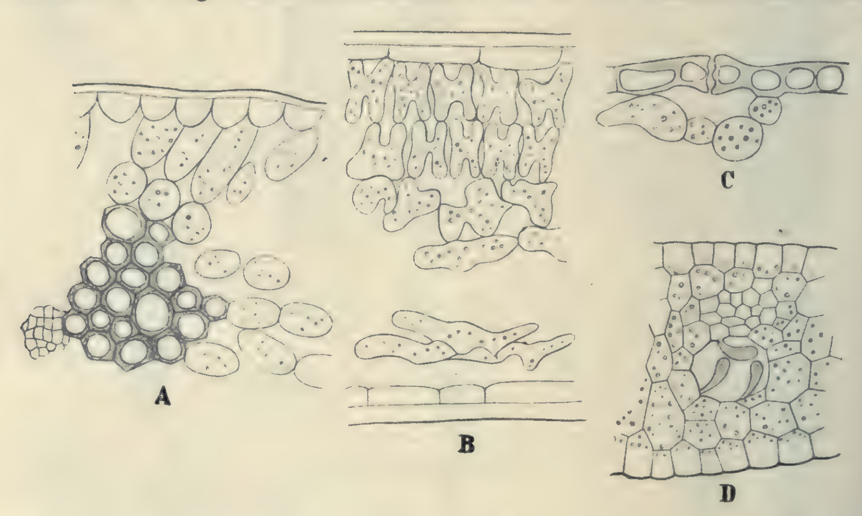


Fig. 296. Blattquerschnitte verschiedener Lycopodium-Arten. A—C nach Eriksson, D nach Hegelmair. A L. annotinum. B L. rufescens. C Spaltöffnung von L. annotinum. D L. inundatum mit Schleimgang, mit schlauchförmigen Sekretzellen, darüber das Gefäßbündel.

Farbstoff, welcher wohl gegen zu starke Insolation schützt. Das Mesenchym ist bei *L. inundatum* ziemlich kompakt (Fig. 296, D), bei andern Arten schwammig; bei *L. annotinum* (Fig. 296, A) in Pallisaden- und Schwammparenchym differenziert, und bei *L. rufescens* (Fig. 296, B) ist sogar das Pallisadenparenchym schwammig.

Im Mesophyll findet sich bei vielen Arten ein dem Mittelnerven parallel verlaufender Schleimgang. Bei *L inundatum* (Fig. 296, D) und anderen ist dieser Gang mit oft schlauchförmig ins Innere hineinragenden Schleimzellen bedeckt.

Die jüngsten Blätter an den Keimpflanzen von *L. complanatum* und *L. clavatum* sind schuppenartig und entbehren der Gefäßbündel. Die späteren haben ein Bündel, das aus wenigen sehr engen Tracheïden besteht und nur an der Basis ein deutliches Leptom aufweist (Fig. 297, 5, 6). Die Bündel sind von Sklerenchymzellen umgeben, eine Endodermis fehlt, sie legen sich an die Stammstele an (Fig. 297, 2—4).

Betrachten wir jetzt einmal die

Sporophylle.

Diese sind bei den verschiedenen Arten sehr verschieden. Bei einigen stehen die Sporophylle in bestimmten Zapfen und weichen durch größere Breite und Kürze von den Laubblättern ab, bei anderen stehen die Sporophylle, ohne in der Form und Größe bedeutend von den Laubblättern abzuweichen, dennoch in bestimmten Zonen, und bei noch anderen, z. B. bei *L. selago,* kann eigentlich jedes Blatt ein Sporangium bilden. Während also bei *L. selago* die Sporophylle nicht von den Laubblättern abweichen, ist dies bei unserem zwar einheimischen, aber sehr seltenen (nur einmal in Friesland gefundenen) *L. annotinum* der Fall.

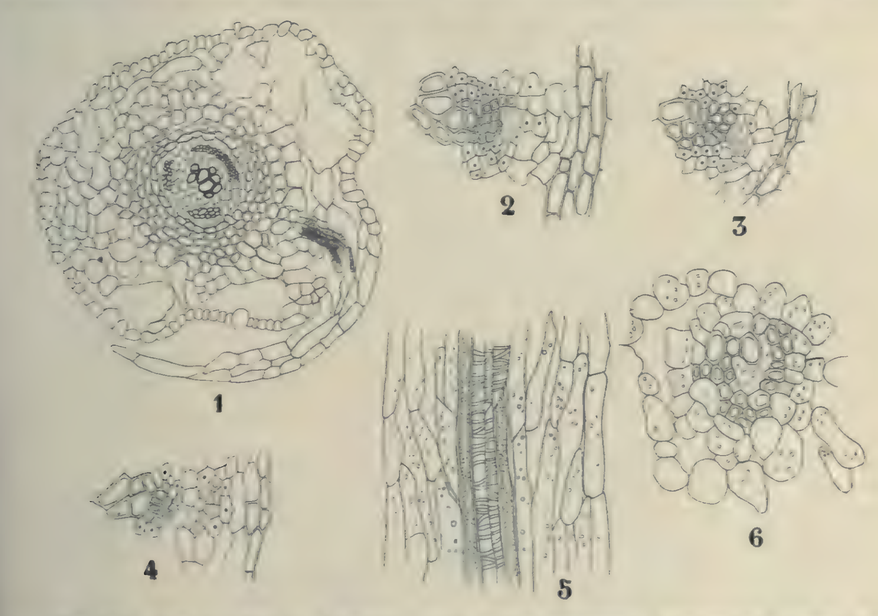


Fig. 297. Lycopodium, Anatomie, nach WIGGLESWORTH. 1 Querschnitt durch den unteren Teil des Stammes von L. complanatum, das isolierte zentrale Metaxylem und drei Gruppen von Protoxylem zeigend. 2—4 L. complanatum, nachfolgende Querschnitte durch den peripheren Teil eines Xylemstrahles und des anliegenden Gewebe, rechts vom Protoxylem das ausgehende Blattbündel zeigend. 5 L. complanatum, Teil eines Längsschnittes eines Blattes. 6 Querschnitt durch die zentralen Gewebe eines Blattes, im Zentrum das sehr dickwandige Xylem, rundherum das dickwandige Phloem.

Sie haben auch das Vermögen zur Photosynthese, im Gegensatz zu denen von *L. selago,* verloren und sind dann auch nicht mehr grün, sondern gelblich. Ihre Basis ist verbreitert und umhüllt teilweise mit dem flügelartig ausgewachsenen Rande das große, nierenförmig gebogene Sporangium.

Wenn die Sporen reif sind, biegen sich diese Ränder zurück und erlauben so den Sporen den Austritt. Ueberdies läuft von jedem Sporophyll ein dorsales Blattpolster nach unten, das auf dem Querschnitt die Form des Querschnittes eines Rasiermessers hat und sich zwischen die Sporangien des nächst unteren Sporophyllkreises einschiebt. Auf einem Querschnitt durch die Sporophylle eines Kreises sehen wir an der Außenseite die durchschnittene Spitze des nächst niedrigeren Kreises, zwischen

den Sporangien die Blattpolster des nächst höheren Kreises und auf jedem Sporophyll scheinbar zwei Sporangien, indem das stark nierenförmige Sporangium so getroffen wird, daß das Verbindungsstück der gekrümmten Enden herausgeschnitten wird.

Biologisch interessant ist:

1) daß dort, wo die vegetativen Sprosse dorsiventral sind, z. B. bei *L. complanatum*, die Sporophyllähren radiär sind, d. h. die ursprüngliche Form behalten haben;
2) daß orthotrope Sporophyllähren nur dort vorkommen, wo die Stengel kriechen, und wo es also für die Sporenausstreuung nötig ist, die Aehre über das Substrat zu erheben. In diesen Fällen befindet sich z. B. bei *L. clavatum* unter der Sporophyllähre ein sogenanntes Podium, d. h. eine verlängerte, ebenfalls orthotrope Achse mit oft reduzierten Blättern;
3) ein solches Podium fehlt denn auch, wo genügend lange, radiäre, aufrecht wachsende oder hängende Sprosse vorhanden sind (*L. annotinum, L. phlegmaria, L. selago*).

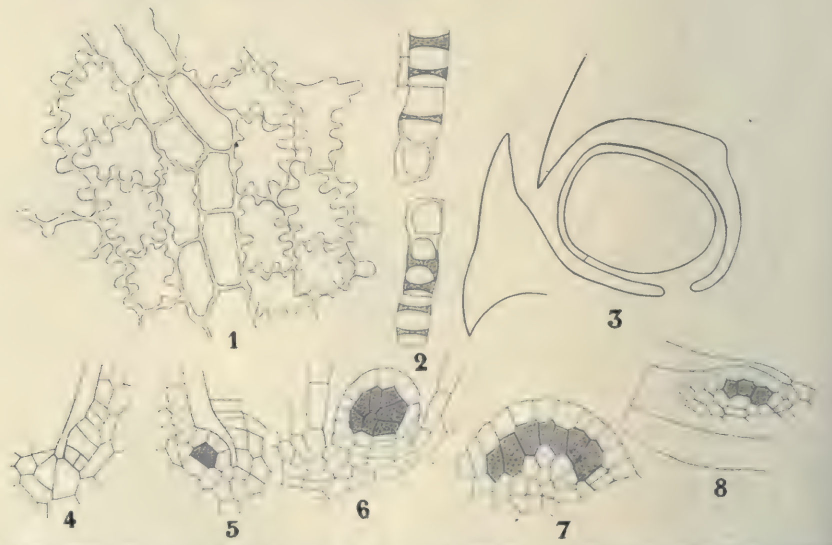


Fig. 298. Lycopodium clavatum, nach GÖBEL. 1 Stück der Flächenansicht der Sporangiumwand, in der Mitte den Annulus zeigend. 2 Stücke des Längsschnittes, die Annuluszellen sind beim Schneiden voneinander getrennt worden. 3 L. inundatum, nach GÖBEL, Längsschnitt durch ein Sporangium, die Oeffnungsstelle durch einen Strich in der Sporangiumwand angedeutet, liegt nicht auf dem Scheitel, sondern auf der Unterseite. 4—7 Entwickelung des Sporangiums von L. selago. 4—6 Radialschnitte. 7 Tangentialschnitt. 8 Radialer Schnitt eines jungen Sporangiums von L. clavatum. 4—8 nach BOWER.

Die Sporangien springen, außer bei *L. inundatum*, bei welchem die Spalte fast unten liegt (Fig. 298, 3), mit einem über den Scheitel verlaufenden Längsriß auf, infolgedessen entstehen zwei klaffende Schalen. Die Außenwände der Wandzellen geben Zellulosereaktion, die seitlichen Wände Holzreaktion. Die Sporangienwand besteht, von den Tapetenzellen abgesehen, aus zwei Zellschichten, bisweilen ist sie unten, z. B. bei *L. inundatum*, mehrschichtig, und die unten am Sporangium gestreckten Zellen zeigen oft halbringförmige Verdickungen, welche bei den mehr oberwärts gelegenen Zellen undeutlich werden.

Die Rißlinie des Sporangiums ist vorgebildet, die Zellen dort sind mehr rechteckig und niedriger; SMITHS Meinung, daß *Lycopodium* auch nicht die Spur des Restes eines Annulus oder Stomiums zeigt, ist also unrichtig.

Nach Phloroglucin-Salzsäurebehandlung sieht man den Annulus besonders schön als dunkelrotes Band bei *L. clavatum* auftreten, da hier auch die Innenwände verholzt sind. Bei *L. inundatum* und bei *L. cernuum*, bei denen die Sporangien nicht aufrecht stehen, sondern mehr oder weniger herunterhängen, springt das Sporangium infolgedessen an der biologischen Unterseite auf.

Der Inhalt des Sporangiums besteht aus homomorphen, blaßgelben, tetraëdrischen Sporen, aus dem bekannten *Lycopodium*-Pulver. Hie und da kommen aber auch bilaterale Sporen vor. Das Exospor zeigt stachelige oder netzförmige Vertiefungen, welche Luft festhalten, weshalb die Sporen schwer benetzbar sind und auf Wasser schwimmen. Sie werden vom Winde verbreitet.

Die Sporangien stehen auf einem kurzen dicken Stielchen, welches nach der Definition von Miß BENSON ein Sporangiophor ist. BOWER, der als Kriterium eines Sporangiophors das Vorhandensein eines Gefäßbündels annimmt, das bei *Lycopodium* fehlt, bestreitet dies.

Das Sporangium entsteht bei *L. selago* auf der Oberseite des noch meristematischen Sporophylls in der Nähe der Basis, nach STRASBURGERS Auffassung jedoch entsteht es axillär und ist erst nachträglich mit dem Blatte verwachsen; auf diese Weise erhalten wir also für das *Lycopodium*-Sporangium dieselbe Stellung, wie für das *Selaginellen*-Sporangium. Wenn man Blätter und Stengel für Differenzierungen von Thalluszweigen und demnach für homolog hält, ist die Frage nicht sehr wichtig, wir finden wohl noch Gelegenheit, bei der Diskussion des morphologischen Wertes der fertilen Organe von *Tmesipteris* darauf zurückzukommen.

Auf dem Längsschnitt scheint es, als entstände das Sporangium aus einer einzigen Oberflächenzelle, diese Zelle ist aber in der Tat nur eine innerhalb einer transversalen Zellenreihe. Jede der Zellen dieser Reihe teilt sich in eine große zentrale Zelle und in zwei seitliche. Die zentrale Zelle teilt sich darauf durch perikline Wände in eine Reihe von drei Zellen, von denen die mittlere die Unterzelle des Archespors ist, das Archespor ist also auch eine Zellreihe.

Das Sporangium wird oberwärts breiter, wodurch der kurze aber deutliche Stiel entsteht. Die übrigen Zellen, die seitlichen, die oberen und die basalen Zellen, bilden die Sporangiumwand (welche alsbald zweischichtig wird) und das Tapetum.

Die Archesporzellen teilen sich ziemlich unregelmäßig in die Sporenmutterzellen, deren jede, nachdem sie sich abgerundet und losgelöst hat, je vier tetraedrische Sporen bildet.

Die Tapetumzellen werden nicht gelöst.

Von diesem *Selago*-Typus der Sporangiumentwickelung weicht *L. clavatum* am meisten ab.

BOWER charakterisiert die Verschiedenheiten in folgender Weise:

1) Das Archespor besteht bei *L. clavatum* aus drei Reihen von Zellen, jede Reihe enthält etwa 12 Zellen, so daß es hier viel größer ist als bei *L. selago*. Auch scheinen die Oberflächenzellen durch Teilung noch Archesporzellen diesem primären Archespor zufügen zu können.

2) Die unter dem Archespor gelegenen Zellen, das subarchesporale Polster, ist viel stärker entwickelt und bildet bisweilen eine kurze, in das sporogene Gewebe eindringende Gewebeplatte.

Letzteres interessiert uns in Verbindung mit den trabekulären Bildungen bei gewissen *Lepidostrobi*.

Betrachten wir jetzt einmal die

Wurzeln.

Nach den Untersuchungen von Miß WIGGLESWORTH entstehen bei *L. complanatum* und *L. clavatum* alle Wurzeln endogen. Bei *L. cernuum* und bei *Phylloglossum* entsteht die erste Wurzel exogen, bei *L. selago* [1]) und *L. phlegmaria* kann man den Ursprung der ersten Wurzel auch als

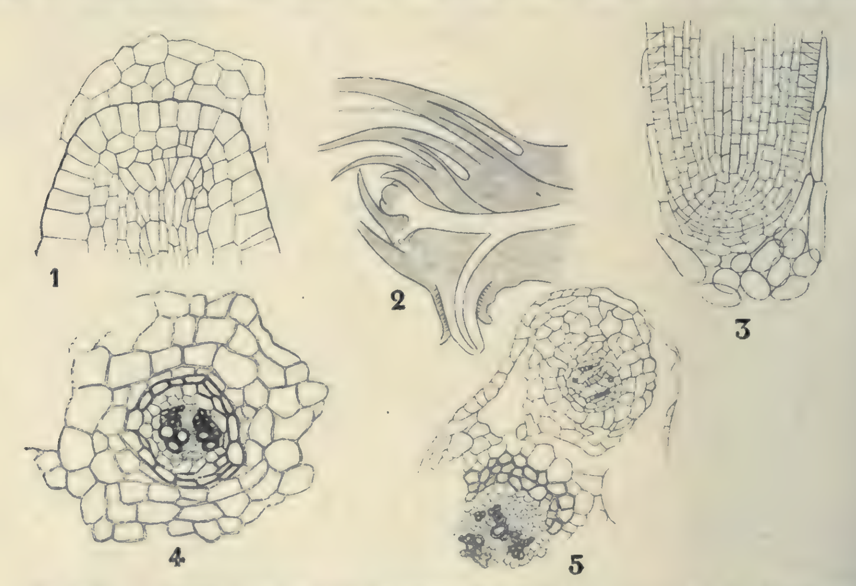


Fig. 299. 1 Längsschnitt durch die Wurzelspitze von L. complanatum. 2 Längsschnitt durch die Stammspitze von L. inundatum, die Entstehung der Wurzeln am Scheitel zeigend. 1—2 nach BRUCHMANN. 3 Längsschnitt durch die Wurzel von L. selago, nach STRASBURGER. 4 Querschnitt durch die Wurzel von L. complanatum, zwei Xylemgruppen zeigend. 5 L. clavatum, Teil eines Querschnittes durch den unteren Teil eines Stengels mit einem diarchen Würzelchen in der Cortex nach Miß WIGGLESWORTH.

endogen betrachten, bei den älteren Sprossen entstehen sie bei allen Arten endogen aus der Phloemscheide der Stele (Fig. 299, 2).

Bei den kriechenden Stengeln entstehen sie nur an der Ventralseite, bei den aufrechtwachsenden allseitig. Sie wachsen hier in der Rinde nach unten und können sich sogar in deren Innerem gabeln. Bei *L. complanatum* und bei *L. clavatum* fand Miß WIGGLESWORTH, daß in der ersten Wurzel die Stele monarch, diarch oder triarch sein kann (Fig. 300). Die Xylemgruppen sind meistens durch Phloem getrennt, welches das Zentrum der Stele einnimmt und sich zwischen die Xylemgruppen hindurch bis an die Peripherie der Stele erstreckt.

---

1) Vergl. auch die seitdem erschienenen Untersuchungen von Miß SAXELBY, The origin of the roots in Lycopodium selago. Ann. of Bot., Vol. XXII, 1908, p. 21 ff.

Die zweite und die folgenden Wurzeln sind diarch, mit Ausnahme der feinen Verzweigungen, welche monarch sind. Sie entstehen endogen, in der Nähe der Stammspitze. Die Wurzeln verzweigen sich dichotom, meistens aber entwickeln sich die Gabelzweige ungleich.

Da die Wurzeln aus der Phloemscheide entstanden sind, stehen sie unmittelbar mit der Stammstele in Verbindung (Fig. 300, 6).

Eine Calyptra ist vorhanden, eine Scheitelzelle fehlt, die Dichotomie ist also, wenn man will, keine echte.

Tropische Epiphyten bilden oft ein mächtiges, schwammiges Wurzelgeflecht, welches Humus und Feuchtigkeit festhält und an seiner Oberfläche einen Pelz von langen Wurzelhaaren bildet. Auch können von diesem Wurzelgeflecht kurze Luftwurzeln herunterhängen.

Bei erwachsenen Pflanzen von *L. phlegmaria* ist Mycorrhiza bekannt.

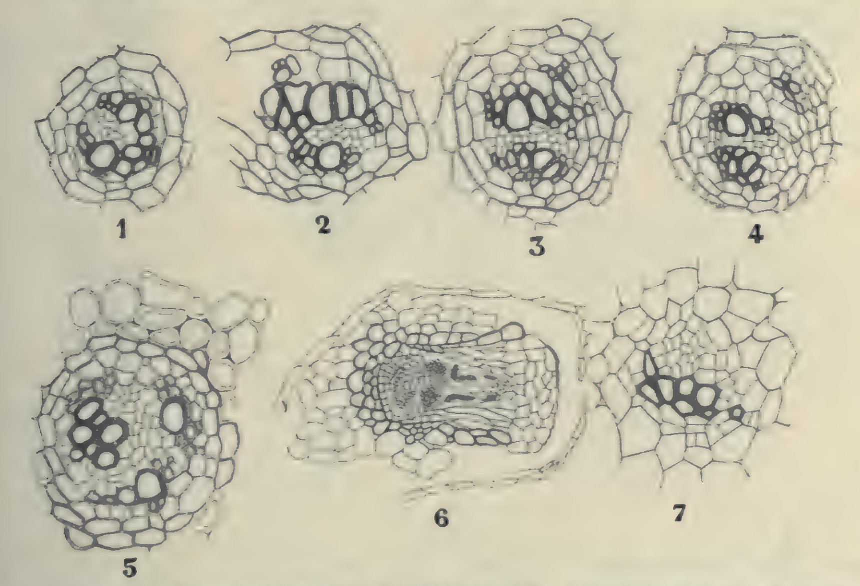


Fig. 300. I. 1—5 Lycopodium complanatum. 1 Querschnitt durch den zentralen Teil einer Wurzel, zwei Xylemgruppen fusioniert zeigend. 2—4 Querschnitte einer sich gabelnden Wurzel. 5 Querschnitt durch die basale Region der ersten Wurzel, drei Xylemgruppen zeigend. 6 Querschnitt durch einen Stengel, den Zusammenhang der Wurzelstele mit der Stammstele zeigend bei L. clavatum. 1—6 nach WIGGLESWORTH. II. Phylloglossum Drummondi. 7 Querschnitt durch den Leitstrang der Wurzel, nach BOWER.

Auch die 2x-Generation der *Lycopodiaceae* ist oft imstande, sich

ungeschlechtlich fortzupflanzen.

Bei *Lycopodium inundatum* können abgebrochene Protophylle Adventivknospen bilden, die Stengelblätter scheinen nicht dazu imstande zu sein.

Lycopodium selago u. a., z. B. *L. lucidulum* und *L. reflexum,* bilden bestimmte abfallende Sprosse, sogenannte Brutknospen oder Gemmae, zu diesem Zweck. Es sind dies kleine, beblätterte, schon mit einer rudimentären Wurzel ausgestattete Sprosse, welche etwas oberhalb ihrer Insertionsstelle abbrechen, so daß ein kurzes Stück des Sprosses stehen bleibt (vergl. Fig. 301, 1, 3, 4, 5).

Zumal HEGELMAIER (Zur Morph. der Gattung Lycopodium, Bot. Ztg., 1872, S. 840) hat diese untersucht. Folgendes ist aber aus GÖBELS Untersuchungen, über die er in seiner Organographie berichtet, entliehen.

Die Bruchstelle ist vorgebildet (Fig. 301, 3), indem die Achse des Sprößchens dort dünner ist. Was bedeutet nun das Stehenbleiben der unteren Blätter dieses Sprößchens? Offenbar sind es die die Brutknospen einhüllenden Knospenschuppen. Durch Streckung der Achse werden die eigentlichen Brutknospen über die Laubblätter emporgehoben, um verbreitet zu werden, und bei dieser Verbreitung werden die Brutknospen durch den Druck, welchen die fest anliegenden Knospenschuppen ausüben, weggeschleudert, sobald das Stielchen zerreißt, etwa in derselben



Fig. 301. 1—7 Lycopodium selago, 1—3, 6 nach GÖBEL. 1 Oberansicht der Spitze zweier Gabelsprosse mit Brutknospen, welche nur auf der jeweiligen Außenseite stehen. 2 Teil eines Querschnittes durch einen Sproßgipfel, die Blätter der Brutknospen dunkel gefärbt. 3 Längsschnitt durch eine Brutknospe, die dünne Abbruchstelle zeigend. 6 Querschnitt durch eine Brutknospe, die Speicherblätter dunkel gefärbt. 4 Sproßstück einer grönländischen Varietät adpressum DES. von L. selago L. mit reichlichen, quirlig gestellten Bulbillen, nach PRITZEL. 5 Längsschnitt durch eine Brutknospe, etwa im Zentrum die Anlage einer Wurzel zeigend, nach ARCANGELI. 7 Keimende Brutknospe, nach CRAMER. 8 Ende eines Sprosses von L. lucidulum mit Sporangien und Brutknospen. 9 Eine Brutknospe isoliert, nach CAMPBELL.

Weise, wie man eine Bohne zwischen den Fingerspitzen wegschleudern kann dadurch, daß man auf sie einen Druck ausübt.

Die untersten Blätter der eigentlichen Brutknospe enthalten viele Reservestoffe und sind infolgedessen dick; auch drehen sie sich in solcher Weise, daß ihre flache Seite nach oben zu liegen kommt und so das Licht besser ausnützen kann.

Sie sind asymmetrisch, offenbar in Verbindung mit ihrer fast horizontalen Stellung, welche sehr abweicht von der normalen Stellung der übrigen Sprosse von *L. selago*.

Nach HEGELMAIER bilden sie sich an einer Stelle, wo sonst ein Blatt stehen würde, sie stehen nicht um den ganzen Sproß herum,

sondern einseitig und zwar an der Außenseite des Sproßsystems. An Gabeln (Fig. 301, 1) fehlen sie also auf den einander zugewendeten Seiten der Gabelzweige; radiäre Stellung sah GÖBEL nur einmal bei einer Gabel, von welcher der eine Sproß verkümmert war. Sie entstehen zumal an den oberen Teilen der Jahressprosse, wo die Blätter keine oder nur verkümmerte Sporangien tragen. Ihre Entstehungsbedingungen sind noch unbekannt.

Auch sonst normale Seitenknospen, welche aber durch das schnellere Wachstum der Hauptachse verkümmern, weil letztere alle Nahrung an sich zieht, können austreiben, Wurzeln bilden, abbrechen und so die Pflanze vermehren. In dieser Weise vermehrt sich z. B. *L. inundatum* sehr stark.

An alten Stammstücken vieler Epiphyten (*L. verticillatum*, *taxifolium*, *reflexum*) brechen oft Seitenknospen hervor, welche wohl dieselbe Rolle spielen. Durch Abschnürung von Zweigenden und durch das Absterben sich isolierender Zweige findet bei *S. selago* u. a. bisweilen im großen Maßstabe ungeschlechtliche Vermehrung statt.

Bevor wir nun die *Lycopodiaceen* verlassen, wollen wir noch einiges über ihre Lebensweise, geographische Verbreitung und speziellere Systematik an der Hand von PRITZEL sagen.

Die Epiphyten unter ihnen bedürfen offenbar Wärme und Feuchtigkeit und sind also auf die Tropen beschränkt. Die terrestrischen Arten kommen hauptsächlich außerhalb der Tropen und auf den hohen Gebirgen innerhalb der letzteren vor. Ihre leichten Sporen erklären ihr Vorkommen auf ozeanischen Inseln. Wüsten und Steppen werden von ihnen gemieden, aber unsere trockenen Heidefelder sind für sie kein Hindernis; dort kommen bei uns *L. clavatum, L. cyparissias* (prachtvoll bei Velp in Menge!), *L. complanatum* und *L. selago* vor. Auf Wiesen sah ich nie eine andere Art als *L. alpinum.*

Tief im dunklen Walde können *L. selago* und *L. annotinum* noch gedeihen, zumal letzteres ist, wie die dunklen *Picea*-Wälder in Thüringen zeigen, sehr wenig lichtbedürftig, was vielleicht mit seiner halbsaprophytischen Ernährungsweise zusammenhängt. Viele Arten, z. B. *L. selago*, *alpinum* und hochandine Arten, sind einer sehr kurzen Vegetationsperiode angepaßt. Andere, z. B. *L. inundatum*, leben halbamphibisch, ich kenne sogar in der Nähe von Almen eine Stelle, wo sie zeitweilig ganz von Wasser bedeckt ist, und *L. alepocuroides* kann sogar ganz im Wasser leben. *L. cernuum* u. a. sind nicht empfindlich für die Schwefeldämpfe in Kratern.

Einige sind kosmopolitisch oder kommen doch wenigstens in beiden Hemisphären vor, z. B. *L. selago, L. cernuum, L. complanatum.* Es sind dies erdbewohnende Arten mit großer Variabilität. Unter den Epiphyten kommen nur wenige in beiden Hemisphären vor, z. B. *L. verticillatum.*

Die meisten Epiphyten sind auf eine Hemisphäre, manche, wie *L. miniatum,* sogar auf sehr kleine Areale beschränkt. Zentralamerika ist besonders reich an *Lycopodien*, Afrika auffallend arm, während hingegen Madagaskar und Ostasien daran sehr reich sind.

Ihre Verbreitung beweist, wie das übrigens auch die Paläontologie zeigt, daß wir es mit einer sehr alten Gruppe zu tun haben.

Was nun die Systematik betrifft, so haben wir schon die Subgenera *Urostachya* und *Rhopalostachya* kennen gelernt und gesehen, daß sie sich durch ihre Verzweigung unterscheiden.

Von ihnen ist *Urostachya* sicher die ursprünglichere; indem die Sporophylle vielfach dieselbe Form und Größe wie die Laubblätter haben. Ja, bei ihnen (*L. selago*) sind sogar alle Blätter potentiell Sporophylle. Auch wenn die Sporophylle in Größe und Form abweichen, sind sie bei diesem Subgenus dennoch fast immer grün. Eigentliche Strobili werden nicht gebildet, auch keine Podien. Meistens ist bei oberflächlicher Betrachtung nicht zu sehen, ob diese Formen fruktifizieren, wenn dies aber sichtbar ist, dann stehen die Sporophylle in kätzchenähnlichen, hängenden, terminalen, gegabelten Aehren.

Bei *Rhopalostachya* hingegen sind fast stets echte Strobili vorhanden, in dieser Gruppe ist das kletternde *L. volubile* eigentümlich.

Siebenundzwanzigste Vorlesung.

Die Biciliaten.

I. Lycopodiales.

b) Lepidodendraceae.

Die *Lepidodendraceae* bilden eine ganz ausgestorbene, rein paläozoische Familie. Die ältesten bekannten Reste stammen aus dem Devon, die jüngsten aus dem Rotliegenden. Ihre Hauptentwickelung erreichten sie im produktiven Karbon, in welchem Stammstücke, Zweigstücke, Stücke ihrer unterirdischen Organe, Strobili, ja sogar ihre ausgestreuten Makrosporen häufig sind, letztere sogar in dem Maße, daß sie ganze Schichten bilden können.

Viele *Lepidodendraceae* sind, da sie nicht nur als Abdrücke, sondern auch als Versteinerungen entweder mit Kalk oder mit Kieselsäure inkrustiert vorkommen, besonders gut bekannt. Ja wir kennen sogar in einzelnen Fällen die Prothallien und Archegonien, welche im Einschlußmittel etwa in derselben Weise, wenn auch selbstverständlich nicht so gut — es fehlen zumal die Inhalte der Zellen — wie in Paraffin bewahrt erhalten geblieben sind. Bedenkt man dabei das enorme Alter dieser Organismen, wohl Millionen von Jahren, so ist es kein Wunder, daß ihr Studium zu dem Faszinierendsten gehört, und es liegt denn auch wohl nur an äußeren Umständen, zumal an der Schwierigkeit und Kostbarkeit der Beschaffung und Bearbeitung des Materials, daß ihr Studium, wenigstens von botanischer Seite, bis vor kurzem verhältnismäßig vernachlässigt wurde; die Geologen, für welche diese Reste als Leitfossilien zur Bestimmung ihrer Schichten Wert haben, waren uns darin weit voraus.

Wie bei dem ganzen Studium der Fossilien, so waren es auch hier Deutsche, Engländer und Franzosen, welche durch die in ihren Ländern gebotene Gelegenheit die Leiter gewesen sind; ich brauche nur Namen wie Schimper, Schenck, Brogniart, Renault und Williamson zu nennen, um dies zu beweisen. Dennoch zeigten die Botaniker, sogar nachdem schon ziemlich viel über diese Reste bekannt geworden war, verhältnismäßig wenig Interesse dafür.

Es ist zumal das Verdienst meines verehrten Lehrers Solms-Laubach gewesen, durch sein Lehrbuch der Paläophytologie das Interesse der Botaniker zu wecken und sie zu den Arbeiten zu reizen, welche in den letzten Jahren in den Händen von Männern wie Oliver und Scott in England, Grand'Eury und Zeiller in Frankreich, Penhallow und

Wheeler in Amerika, Potonié und Solms selbst in Deutschland, um nur einige zu nennen, so reiche Früchte getragen haben.

Die *Lepidodendraceae* bildeten eine große Gruppe, welche wohl mit Vorteil weiter eingeteilt werden könnte. Bevor wir darüber aber reden, wollen wir zunächst versuchen, eine Einsicht in den Charakter dieser Gruppe zu erhalten, und ich wähle dazu das Genus

Lepidodendron.

Die diesem Genus angehörigen Arten waren Bäume, welche 20—30 m hoch wurden, also die Höhe eines sechsstöckigen Hauses und an der Basis ihres Stammes bis 2 m Durchmesser erreichten (Fig. 302, 1).

Ihre zahlreichen dichotom verzweigten Aeste, bei denen sich von zwei zueinander gehörigen Gabelzweigen wohl oft der eine bedeutend stärker als der andere entwickelte, bildeten eine dichte Krone und waren mit zahlreichen langen, schmal-lanzettlichen Blättern bedeckt, welche spiralig oder quirlig inseriert waren.

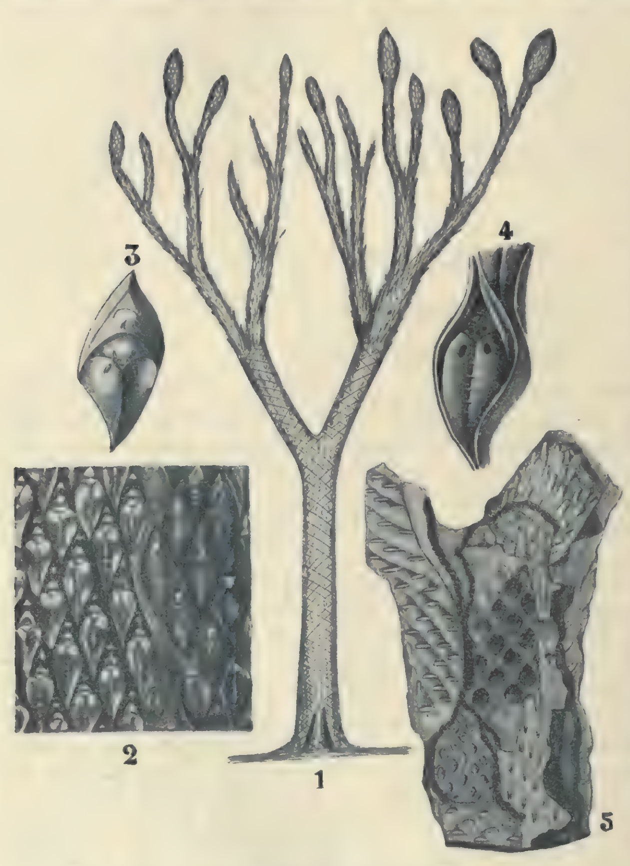


Fig. 302. 1 Ein restaurierter Lepidodendron-Baum, nach Potonié. 2 Lepidodendron aculeatum, nach Sternberg, Fragment des Stengels und Hohldruck. 3 Ein Blattpolster von Lepidodendron vom Typus des obovatum, nach Potonié. 4 Hohldruck eines Blattpolsters vom Typus aculeatum, nach Potonié. 5 Ein Lepidodendron, verschiedene Erhaltungszustände zeigend, nach Seward.

Die Blätter fielen vermutlich in derselben Weise wie noch jetzt die vieler Tropenbäume oder wie die unserer Tannen und Fichten, nach einigen Jahren ab, so daß die Stämme und ältere Aeste blattlos wurden. Die zurückgebliebenen Narben sind an den jüngsten Zweigen eben die Blattnarben selber, an den älteren Zweigen und am Hauptstamme aber hatte sich die Blattbasis zu einem Polster vergrößert, das, nachdem das Blatt abgefallen, mit dem Stamme in Verbindung blieb, mehr oder weniger Pyramidenform besaß und an seiner Spitze die eigentliche Blattnarbe trug.

Diese Blattbasen berührten sich meistens gegenseitig und bekleideten also den Stamm mit einem Schuppenpanzer, an welchem die Schuppen in deutlichen Spiralen stehen.

Da die Form dieser Polster, nachdem sie sich einmal ordentlich entwickelt hatten, ziemlich konstant blieb und sie auch sonst deutliche Merkmale zeigten, sind sie allgemein gebraucht worden, um im Genus *Lepidodendron* Arten zu unterscheiden, von denen wir jetzt schon über hundert kennen.

Die Oberfläche eines *Lepidodendron*-Stammes war also nicht glatt, sondern stumpf-stachelig infolge der Anwesenheit ausspringender Blattpolster.

Es ist nun selbstverständlich, daß wir zwei Erhaltungszustände unterscheiden können und müssen,

In einem Fall ist der Stamm selber erhalten geblieben, und wir sehen also beim Fossil obenauf die Blattpolster, im zweiten Falle ist die weiche Schlammmasse, in welcher der gefallene Stamm untersank, versteinert und der Stamm selbst weggefault. Wir erhalten also einen Abdruck oder, wie die Deutschen sehr richtig sagen, einen Hohldruck des Polsters.

Fangen wir mit der Betrachtung des Polsters selber an, also nicht mit dem Hohldruck.

Wir sehen dann (Fig. 302, 3) einen vorspringenden, rhomboiden Körper, welcher durch eine krumme Linie in einen oberen und in einen unteren Teil zerlegt wird. Der obere Teil ist die oberwärts ablaufende, der untere die unterwärts ablaufende Hälfte der Blattbasis. Beide Hälften zeigen an ihrer Oberfläche einen Stamm, welcher jedoch an keiner von beiden die krumme Trennungslinie erreicht. Auf der oberen Hälfte des Blattpolsters sehen wir bisweilen nahe der Spitze ein kleines Dreieck, welches nach der Meinung einiger Forscher die Stelle andeutet, wo bei den fertilen Blättern das Sporangium inseriert ist. Diese Meinung ist aber wohl sicher falsch, denn das Sporangium ist wenigstens bei den meisten Arten nicht an jener Stelle eingefügt. In der Nähe der Linie, welche die beiden Polsterhälften trennt, steht eine andere dreieckige Narbe, welche, wie HOVELACQUE und SOLMS nachwiesen, die Ligulargrube ist.

Auf der unteren Hälfte des Polsters finden wir ganz nahe der Trennungslinie die dreieckige Narbe der abgefallenen Lamina. Auf dieser Laminanarbe stehen in einer transversalen, mehr oder weniger gebogenen Linie drei runde Narben; die mittlere davon ist die Gefäßbündelnarbe, die beiden lateralen sind Parichnosstränge, welche zusammen den sogenannten Parichnos bilden.

Genau unterhalb dieser Narbe befindet sich links und rechts von der Mediane eine meistens ovale Narbe, deren Gewebe aus lakunärem Parenchym besteht, und diese Parenchymstränge vereinigen sich tiefer in den Polster mit dem Parichnos.

Der Hohldruck des Polsters (Fig. 302, 4) gibt natürlich einen Abguß der soeben besprochenen Struktur, welche oft Einkerbungen und sonstige Skulpturen der ausspringenden Leisten sehr schön wiedergibt.

Wir sahen schon, daß nach den Merkmalen der Oberfläche die Arten von *Lepidodendron* unterschieden werden können.

Da nun die Stämme in sehr verschiedenem Verwesungszustande fossilisiert sind, hat dies bisweilen zu großen Fehlern Veranlassung gegeben.

Je nachdem das äußere Gewebe mehr oder weniger verfault war, wurde die Skulptur nämlich verschieden, und je nachdem man einen Hohldruck oder den Körper selber betrachtete, war das Aussehen wieder verschieden, ja bisweilen war der Holzteil verfault, die Rinde noch erhalten. So erhielt man dann auf dem sogenannten Steinkern, der die Stelle des verfaulten Holzes eingenommen hatte, einen Abdruck der

Innenseite der Rinde, welche auch wieder tiefer oder weniger tief verfault war, und so wurde es dann möglich, daß der Stamm von *Lepidodendron Veltheimianum* unter 28 verschiedenen Speciesnamen und unter mehreren verschiedenen Gattungsnamen beschrieben worden ist.

Diese Verirrungen interessieren den Botaniker natürlich nicht weiter, als daß sie ihn mahnen, beim Identifizieren von Fossilien sehr vorsichtig zu sein; ein in Fig. 302, 5 reproduziertes Stück eines *Lepidodendron*-Stammes aus dem Museum in Paris, welches an verschiedenen Stellen verschieden tief verwest war bevor es versteinerte, zeigt schön beisammen verschiedene Strukturen, welche als ebenso viele Genera beschrieben werden, und von denen einige der bekanntesten *Bergeria, Aspidaria* und *Knorria* sind.

Jedoch sind auch diese falschen Genera für den Botaniker nicht ohne jegliches Interesse.

So zeigt das Genus *Knorria* uns z. B. den Verlauf der Blattbündel im mittleren Teil der Rinde.

Betrachten wir jetzt einmal das Blatt an versteinertem Material, dessen Struktur so schön bewahrt geblieben ist, daß wir es auf Schliffen studieren können. Es sei aber vorher bemerkt, daß es ein nahe mit *Lepidodendron* verwandtes Genus *Lepidophloios* gibt (Fig. 303, 1), welches sich von *Lepidodendron* durch die nicht rhombischen, sondern quergestreckten Blattnarben sowie durch die stärker hervorspringenden, mehr pyramidenförmigen Blattpolster unterscheidet, anatomisch aber keine konstanten Verschiedenheiten zeigt, so daß wir mit SCOTT *Lepidophloios* als ein Subgenus von *Lepidodendron* betrachten können.

Was dann die Blätter von *Lepidodendron* im weitesten Sinne betrifft, so sind 2 Typen bekannt, einer mit nadelförmiger und einer mit zwar schmal-lanzettlicher, aber doch flacher Lamina.

In beiden Fällen zeigt die Lamina (Fig. 303, 4) zwei Längsgruben, auf welche die dort sehr zahlreichen Stomata (Fig. 303, 5) beschränkt sind. Die Art mit den tannenartigen Nadeln heißt *L. esnostense*, die mit den flachen Blättern *L. Harcourtii* (?).

Der Rest des Blattes ist mit einer kleinzelligen Epidermis bedeckt, unter der sich ein dickwandiges Hypoderma befindet. Reine Hygrophyten waren die *Lepidodendren* trotz ihres wohl unzweifelhaften Vorkommens in Sümpfen also nicht, und so scheint es berechtigt zu fragen, ob sie vielleicht infolge physiologischer Trockenheit des Wassers, in welchem sie wurzelten, sei es, daß diese durch Salz, Humussubstanzen oder in anderer Weise verursacht wurde, biologisch etwa mit den jetzigen *Rhizophoren* verglichen werden können. Dieser Vergleich liegt auf der Hand, da die Bäume wahrscheinlich in der Nähe des Meeres wuchsen, und dieser Umstand würde vielleicht in gewissem Sinne einen Hinweis auf eine Erklärung des frühen Erscheinens der „Samenproduktion" dieser Gewächse geben, da die Entwickelung eines Prothalliums am Boden durch den Standort wohl erschwert wurde. Die Lamina enthält im Zentrum ein unverzweigtes kollaterales Gefäßbündel. Das Bündel selber ist klein, aber mit einer Zone von Spiral- oder Netztracheiden umgeben, welche viel größer ist als das Xylem des Bündels selber.

Dieses eigentümliche Gewebe erinnert sehr an das sogenannte Transfusionsgewebe der *Coniferen*-Nadeln.

Wir sahen schon, daß das Blatt mittels eines Polsters befestigt war. Gerade neben dem Insertionspunkte der Lamina und zwar, wenn ich mich so ausdrücken darf, in der Achsel der Lamina, finden wir im Blattpolster

eine tiefe Spalte, in welcher die Ligula, welche gar nicht oder fast nicht darüber hervorragt, geborgen ist (Fig. 303, 3, 6). Diese Ligula zeigt in den seltenen Fällen, in denen ihre Struktur erhalten blieb, was bei der Zartheit des Organes recht selten der Fall ist, denselben Bau wie bei rezenten *Ligulaten*. Nur ist bei den *Selaginellen* die Ligula viel weiter frei und ragt über das Blatt hervor (noch schöner bei *Isoetes*, welche jedoch nicht zu den *Lycopodialen* gehört), bei zwei rezenten *Selaginellen* aber, nämlich bei *S. oregona* und bei *S. rupestris*, überragt sie ebenfalls kaum die tiefe Ligulargrube.

Wir lernten auf dem Querschnitt schon die Anwesenheit des Gefäßbündels und des Parichnos kennen. In der Rinde sehen wir, daß das

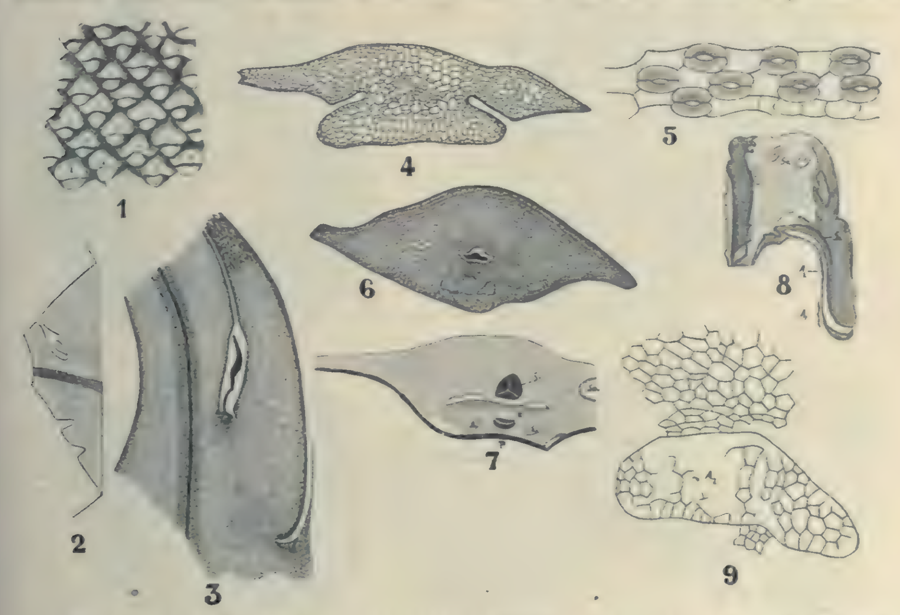


Fig. 303. 1 Lepidophloios laricinus STERNB. Fragment des Stengels mit Blattpolstern, nach ZEILLER. 2 Schematischer Längsschnitt eines Polsters von Lepidodendron, die Ligula zeigend, nach ZEILLER. 3 Längsschnitt der Blattbasis von Lepidophloios spec. mit der Ligula, nach SCOTT. 4 Querschnitt des Blattes von Lepidodendron Harcourtii?, nach SCOTT, links und rechts die Furchen, in welchen die Stomata stehen. 5 Die Stomata derselben. 6 Querschnitt der Blattbasis eines Lepidodendron, nach SCOTT. 7 Querschliff durch ein Polster von Lepidophloios macrolepidotus. Sr Querschnitt durch einen Stereomstrang, der zur Ligulargrube verläuft. xp das Leitbündel. Sa Querschliffe durch Stigmaria appendices, welche das ganze Stammstück dieses Exemplares durchzogen. A_2 Querschnitte durch Stränge eines dünnwandigen, parenchymatischen, lückenreichen Gewebes. 8 Längsschliff. Buchstaben wie in der Fig. 7. A_1 die Stelle, wo das, den Strang von der Oberfläche trennende, Hautgewebe schwindet. 9 Stärker vergrößerter Querschliff durch den linken Transpirationsstrang der Fig. 7. 7—9 nach POTONIÉ.

Blattbündel an seiner Unterseite von einem aus großzelligem Parenchym bestehenden Gewebsstrang begleitet wird. Dieser Gewebsstrang gabelt sich in der Basis des Blattpolsters, und ein Gabelzweig verläuft links, einer rechts von dem Gefäßbündel; höher hinauf aber, im eigentlichen Blatt selber, hören diese Gabeln des Parichnos auf und gehen unmerklich in das Mesophyll des Blattes über.

Nach POTONIÉ sind nun die beiden elliptischen Narben unterhalb der Laminarnarbe nichts als Teile dieser Parichnosgabel. Nach seinen

Untersuchungen an *Lepidophloios* nämlich (Fig. 303, 7—9) verläuft diese Gabel unten im Blattpolster sehr nahe der Oberfläche (Fig. 303, 8) und wird dort durch Zerreißung des Hautgewebes bloßgelegt. Die bloßgelegten Teile sind nach ihm die beiden elliptischen Marken unterhalb der Laminarnarbe.

Da das Gewebe der Parichnosgabel hier lakunös ist, meint er darin ein Transpirationsmittel erblicken zu dürfen, und es läßt sich nicht leugnen, daß dieses Verhalten uns an eine Art von Aërenchym erinnert.

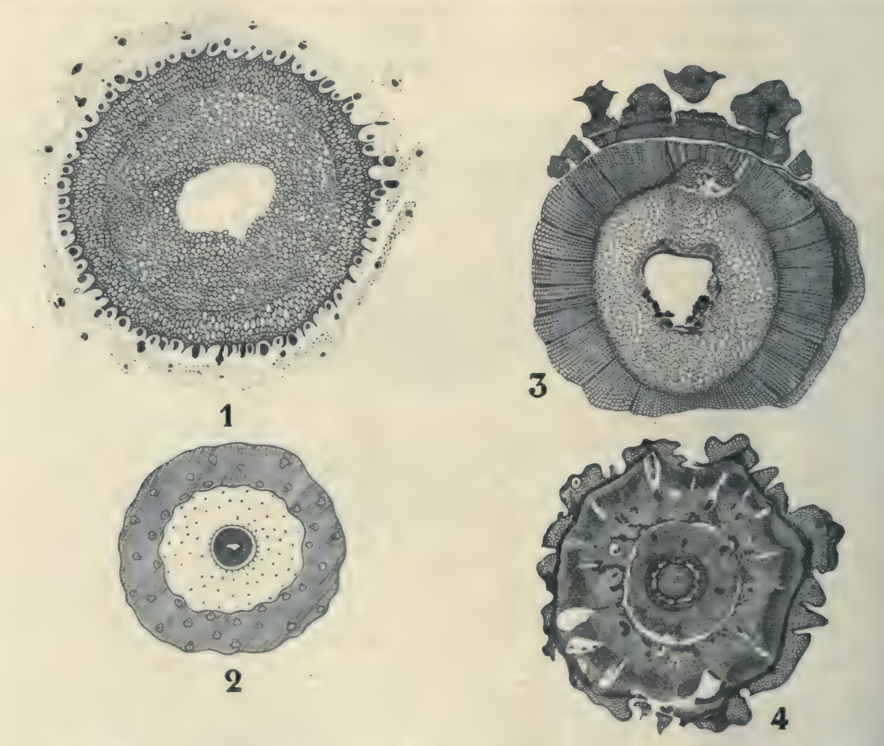


Fig. 304. 1, 2 Lepidodendron Harcourtii. 2 Querschnitt durch den Stamm, im Zentrum die Stele, um sie herum die innere und schließlich die äußere Rinde, in beiden sind die Blattbündel eingezeichnet. 1 Querschnitt durch die Stele. 3 Lepidodendron brevifolium. Querschnitt durch den Stamm, das Mark fast ganz zerstört, rund herum das primäre Holz, an dessen Peripherie das Protoxylem liegt, um dieses herum das sekundäre Holz, rechts das Phloem, oben die Abzweigung einer sekundären kleinen Stele zur Versorgung eines Zweiges, oben die äußere Rinde mit den Blattbasen, die innere Rinde ganz zerstört. 4 Querschnitt durch einen jungen Zweig von L. selaginoides vor der Bildung des sekundären Holzes. Alles nach Scott.

Lernen wir jetzt die

Anatomie des Stammes

kennen. Der Stamm der *Lepidodendraceae* ist stets monostel, mit primärem, zentripetal entstandenem, massivem oder hohlem Holze. Mit anderen Worten, wir kennen bei den *Lepidodendraceae* Haplostelie und Siphonostelie.

Bei *Lepidodendron* ist der Xylemring stets ununterbrochen. Die meisten *Lepidodendren* zeigen sekundäres Dickenwachstum, andere, z. B. *L. Harcourtii* (Fig. 304, 1), nicht, trotzdem es nicht sicher ist, ob nicht

auch diese Art, wenn auch spät, Dickenwachstum besaß. (Siehe SEWARD and HILL, On the structure and affinities of a Lepidendroid stem from the Calciferous Sandstone of Dalmeny, possibly identical with L. Harcourtii [WITHAM], Transact. Royal Society, Edinburg 1900.)

Die meisten *Lepidodendren* aber zeigten sekundäres Dickenwachstum, und in der Regel sind sowohl die primären wie die sekundären Tracheïden leiterförmig. Bei *L. fuliginosum* und *L. obovatum* (SCOTT, Ann. of Bot., 1906) ist aber das sekundäre Xylem fast ganz oder ganz parenchymatös.

Eine dicke sekundäre Rinde wird aber, sogar wenn kein Dickenwachstum stattfindet, gebildet, es entsteht nämlich ein dickeres Phelloderm,

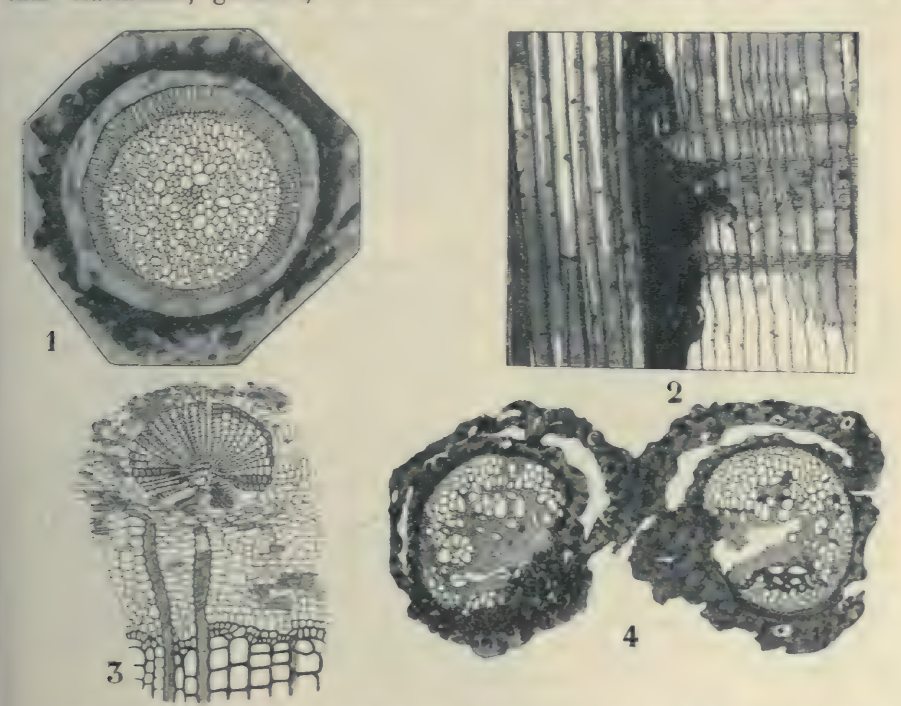


Fig. 305. 1 Querschnitt der Stele von L. selaginoides nach Anfang des Dickenwachstums. 2 L. selaginoides, Teil eines Längsschnittes, links das primäre Holz, rechts das sekundäre Holz mit Markstrahlen zeigend, die engen Elemente sind protoxylem. 3 L. (Lepidophloios?) Wunschianum. Querschnitt durch den äußeren Teil der Stele, ein Blattbündel mit dicker Zone von sekundärem Holz zeigend. 4 L. selaginoides, Querschnitt durch die beiden Stelen eines sich gabelnden Stammes, die Stele an der Innenseite noch unvollständig, nach WILLIAMSON. 1—3 nach SCOTT.

vermutlich an der Innenseite des Phellogens, wodurch die Blattpolster vom inneren Stammgewebe getrennt werden und die Blätter also verdorren.

Um das Xylem herum liegt ein Ring von primärem Phloem. Von der Stammstele aus gehen die Blattbündel schief aufwärts durch die Rinde (Fig. 304, 2, 4). Bei gewissen *Lepidodendren* ist der Cambiumring vollkommen normal, er bildet nach innen Xylem, nach außen, wenn auch wenig, Phloem, bei anderen aber, z. B. bei *L. fuliginosum*, ist der Cambiumring sehr abweichend. Er wird da in unregelmäßiger Weise in verschiedenen Teilen der Phloemzone und des Pericykels gebildet und erzeugt sekundäres Parenchym, in welchem zerstreute Holzgruppen auftreten.

Man meinte früher, daß dies eine anatomische Eigentümlichkeit von *Lepidophloios* sei, aber es hat sich herausgestellt, daß dies auch bei echten *Lepidodendren* vorkommt. Das auf normale Weise entstandene *Lepidodendren*-Holz erinnert sehr an das höherer Gewächse, es enthält z. B. auch Markstrahlen (Fig. 305, 2).

Sehr merkwürdig ist es, daß bei *Lepidodendron Wunschianum* auch Dickenwachstum der Blattbündel eintritt (Fig. 305, 3). Die Blattbündel der verschiedenen Arten zeigen auch sonst Verschiedenheiten in der Weise der Bildung ihrer Elemente. So ist z. B. das Blattbündel von *L. Wunschianum* mesarch, das von *L. selaginoides* endarch. Die Blattbündel werden von der Stammstele abgegeben, ohne daß dadurch eine Blattlücke entsteht, der Xylemzylinder bleibt zusammenhängend.

Das sekundäre Phloem im Stamme ist stets sehr schwer zu beobachten, und einige Forscher zweifeln sogar an der Existenz eines solchen und bezeichnen die das sekundäre Holz umringende Zone als die sekretorische Zone. An Schnitten mit der Bezeichnung „very good" von Lomax habe ich mir kein bestimmtes Urteil bilden können, der Erhaltungszustand dieses zarten Gewebes war sogar bei diesen sehr guten Schnitten zu schlecht.

Was die Verzweigung des Stammes betrifft, so war diese, wie wir schon sahen, dichotom, und die Stele verhielt sich dabei wie bei den rezenten *Lycopodien.* Die Dichotomie war im Hauptstamm und in den Hauptzweigen gleichmäßig, höher hinauf ungleich und stets ungleich bei der Bildung der fertilen Zweige, da dann der eine Gabelzweig fruchtbar, der andere unfruchtbar war.

Anatomisch läßt sich gleiche von ungleicher Dichotomie meistens dadurch unterscheiden, daß dem kleineren Zweig das Mark fehlt. Während im Falle von Siphonostelie bei gleicher Dichotomie infolge der Halbierung der Stele die Zweigstelen zunächst hufeisenförmig sind — später regenerieren sie sich — ist dies bei ungleicher Dichotomie nicht der Fall, dabei wird an den kleineren Zweig nur ein Segment der Stele abgegeben, welches nicht bis zum Marke reicht und also von Anfang an solid ist. Die dadurch entstandene Zweiglücke wird bald wieder geschlossen.

Wir sehen also, daß bei *Lepidodendron* keine Blattlücken, wohl aber Zweiglücken in der Stele vorkommen.

Betrachten wir jetzt einmal die

unterirdischen Organe von *Lepidodendron.*

Diese sind von denen des später zu behandelnden Genus *Sigillaria* nicht zu unterscheiden und wurden, bevor man ihre Zusammengehörigkeit mit diesen Pflanzen kannte, für eine besondere Pflanzengattung gehalten und mit dem Namen *Stigmaria* belegt.

Den Namen können wir, solange es nicht möglich ist, zwischen einer *Lepidodendron*-Stigmaria und einer *Sigillaria*-Stigmaria zu unterscheiden, nicht entbehren. Die abgebildete (Fig. 306, 1) *Stigmaria* gehörte einem Stamme an, der 4 Fuß im Durchschnitt maß, während die von ihm ausstrahlenden Stigmarien einen Kreis von 30 Fuß Durchmesser okkupierten.

Es sind, wie die Figuren zeigen, wurzelartige Organe, welche in der Vierzahl aus der Stammbasis entspringen. Die gewöhnlichste *Stigmaria* wird *S. ficoides* genannt; ihre Oberfläche trägt zahlreiche napfförmige Narben, in deren Zentrum ein deutliches Höckerchen vorhanden ist,

und welche spiralig stehen (Fig. 306, 3). Es sind dies die Narben der „Appendices", welche zweifellos Nahrung aus den Boden aufnahmen. Diese Appendices scheinen fast stets unverzweigt, was aber bloß daher rührt, daß ihre verzweigten Spitzen fast stets abgebrochen sind, denn in gewissen Fällen ist sowohl äußerlich wie anatomisch das Vorkommen dichotom verzweigter Appendices festgestellt worden.

Der anatomische Bau der Stigmarien ist von dem des Stammes dadurch verschieden, daß bei ihnen ein ein Mark umgebender Ring zentrifugalen Holzes und Phloems vorhanden ist, während zentripetales Holz, wie das des Stammes, bei *S. ficoides* fehlt (Fig. 306, 5), bei anderen Arten jedoch angetroffen worden ist.

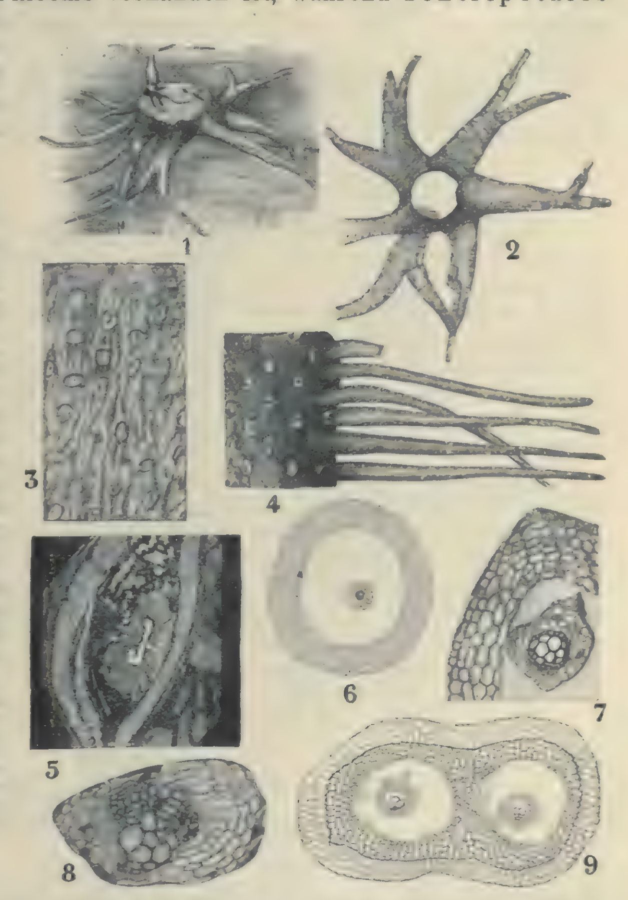


Fig. 306. Stigmaria ficoides. 1 Habitus, nach WILLIAMSON. 2 Id., nach POTONIÉ. 3 Oberfläche derselben mit Narben der Appendices. 4 Stück mit Appendices, nach POTONIÉ. 5 Querschnitt eines kleinen Exemplars, nach SCOTT. 6 Querschnitt eines Würzelchens, so wie es gewöhnlich erhalten ist, außen ein Teil der äußeren Rinde, innen das Xylem, von der inneren Rinde umgeben, nach SCOTT. 7 Teil eines Querschnittes eines Würzelchens, die monarche Struktur zeigend, nach SCOTT. 8 Querschnitt des zentralen Teiles eines Würzelchens, ganz unten links das Protoxylem, dann das sehr weitzellige Metaxylem, ganz oben das sekundäre Xylem. 9 Querschnitt eines sich gabelnden Würzelchens, die in zwei Zonen differenzierte äußere Rinde noch zusammenhängend, die innere Rinde der beiden Zweige schon vollständig geteilt.

Der Unterschied zwischen dem primären und dem sekundären Holz ist nicht groß. Periderm wird ebensogut wie im Stamm gefunden.

Versuchen wir uns nun über die morphologische Natur dieser Stigmarien klar zu werden, so ist es deutlich, daß wir es nicht mit einer Wurzel zu tun haben, und wir müssen sie also entweder als Rhizome oder als den Rhizophoren der *Selaginellen* homologe Organe ansehen, wenn wir wenigstens annehmen, daß die Appendices Wurzeln sind. Letzteres ist nun wohl sicher der Fall, denn die Struktur dieser Organe mit ihrer monarchen Stele (Fig. 306, 8) ist ganz die einer Wurzel von einem rezenten *Lycopodium* und zeigt, so wie diese, Dickenwachstum.

Gegen die Auffassung, daß die Stigmarien Rhizome seien, spricht das Fehlen jeglicher Spur von Blattschuppen, so daß es wohl am besten ist, sie den Rhizophoren der *Selaginellen* homolog zu erachten, es sei denn, daß man sich der auf der spiraligen Anordnung der Appendices beruhenden Meinung einzelner Forscher anschließen will, daß die Appendices modifizierte Blätter seien, was mit ihrer anatomischen Struktur zur Not vereinbar wäre. Wir würden dann Organe etwa wie die Wasserblätter einer *Salvinia* vor uns haben. Das Gezwungene und Unwahrscheinliche dieser Auffassung liegt aber auf der Hand, zumal wenn wir bedenken, daß diese Appendices sich dichotom verzweigen und Dickenwachstum aufweisen.

Wir haben also wohl jetzt eine genügende Einsicht in den Aufbau der vegetativen Teile der nahe verwandten Genera *Lepidodendron* und *Lepidophloios* erhalten, betrachten wir also einmal die

Fruktifikation.

Mit Ausnahme des *Pinakodendron musivum* Kidst., eines noch nicht publizierten neuen, ebenfalls baumartigen Genus aus Belgien, bei welchem die Sporophylle blattartig und zerstreut stehen, etwa wie bei *Lycopodium selago*, waren die Sporophylle der *Lepidodendraceae* zu wohlausgebildeten Strobilis vereint.

Die Insertion dieser Strobili auf der Pflanze war aber, wie es scheint, bei verschiedenen Arten verschieden. Bei gewissen Arten standen sie einfach am Ende gewöhnlicher Zweige, bei anderen aber lateral an spezialisierten Fruchtzweigen.

Diese spezialisierten Fruchtzweige waren bekannt, bevor man die zugehörigen übrigen Organe kannte, und sind natürlich wieder mit eigenen generischen Namen belegt worden. Sie heißen *Ulodendron* und *Halonia*. *Halonia* ist aller Wahrscheinlichkeit nach nichts als der Fruchtzweig eines *Lepidophloios*, *Ulodendron* hingegen ist sicher ein Gemisch von Fruchtzweigen, welche von *Lepidodendron* und von *Sigillaria* herrühren.

Wir wollen nun zunächst *Ulodendron*, soweit dieses zu *Lepidodendron* gehört, betrachten, uns also mit den

ulodendroiden Fruchtzweigen von *Lepidodendron*

beschäftigen.

Diese ulodendroiden Zweige (Fig. 307, I) waren oft von respektabler Größe, indem Stücke von einem Fuß Durchmesser bekannt sind; sie konnten sich dichotom verzweigen.

Die *Ulodendren* tragen die gewöhnlichen Blattpolster der *Lepidodendron*-Stämme, außerdem aber, und zwar meistens in zwei vertikalen Reihen alternierend, große eingesenkte Narben, welche 10—15 cm Durchmesser erreichen können. Nach der Ansicht der meisten Forscher sind dies die Eindrücke von fast sitzenden Strobilis, welche so wie Fichtenzapfen, welche an alten Zweigen sitzen geblieben sind, einen Eindruck in die Rinde des Zweiges gemacht haben. Das wäre sehr plausibel, wenn nur Strobili von solcher Größe bekannt wären, daß sie einen so großen Eindruck verursachen konnten, denn in der Mitte des angeblichen Eindruckes ist eine Erhebung vorhanden, die sehr gut als Stiel des abgebrochenen Strobilus gedeutet werden kann.

Der größte bekannte *Lepidodendron*-Strobilus, der seine Struktur bewahrt hat, ist aber *L. Brownii*, der in vielen Exemplaren im Museum

zu Paris vorhanden ist, und dieser hat nach Lady ISABEL BROWN, deren Zusammenstellung in New Phytol., 1908, folgendes entliehen ist, nur einen Durchmesser von etwa ein Viertel von dem der größten ulodendroiden Narben. Zwar hat SOLMS-LAUBACH in seiner Paläophytologie kolossale *Lepidodendron*-artige Strobili erwähnt, aber — noch abgesehen von dem Umstand, daß ihre Zugehörigkeit nicht sicher ist — ihre Achse war zu groß, um auf die kleine kegelförmige Erhebung in der Mitte der *Ulodendron*-Narbe, welche ja für den Stiel des abgefallenen Strobilus gehalten wird, zu passen.

Zwar ließe sich denken, daß die Narben nachträglich durch Dickenwachstum des Zweiges vergrößert waren, aber ihr regelmäßiges Aeußere spricht nicht dafür.

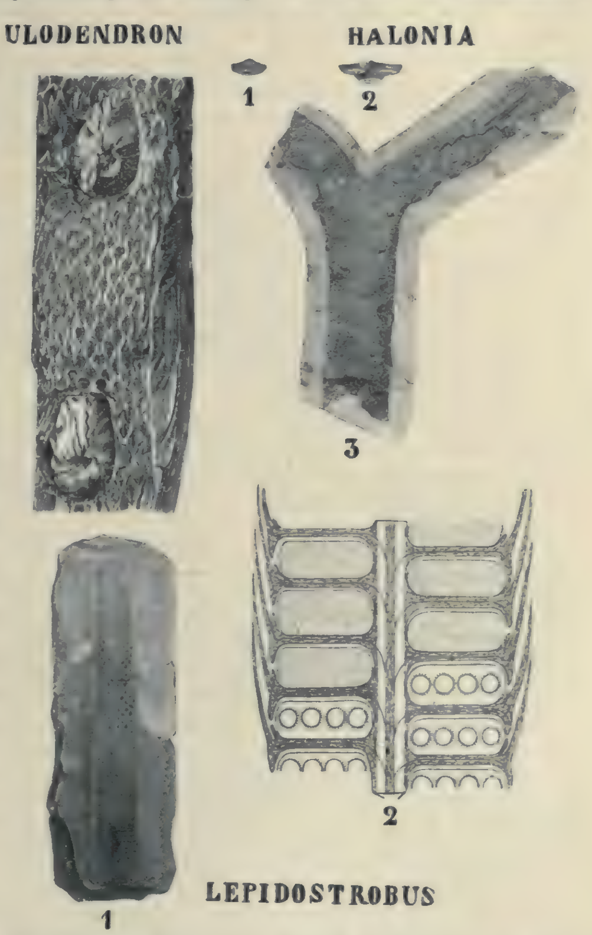


Fig. 307. I. Ulodendron, Oberfläche des Zweiges mit zwei großen Narben und zahlreichen lepidendroiden Blattbasen, an der rechten Seite auch mit Blättern, nach SCHIMPER. II. Halonia von Lepidophloios scolicus KIDSTON. 1, 2 Vergrößerte Blattpolster. 3 Habitus des sich gabelnden halonialen Zweiges, zahlreiche Narben und Blattbasen zeigend. III. Lepidostrobus. 1 Lepidostrobus Hibbertianus BINNEY, zusammengedrücktes Exemplar eines fast vollständigen Strobilus, die Oberfläche zeigend, außer an der Basis, wo die Achse und einige Makrosporangien zutage treten, nach BINNEY. 2 Schematischer Längsschnitt eines Lepidostrobus, nach SCOTT.

Vor kurzem hat nun WATSON (I. The cone of Bothrodendron mundum [WILL], Mem. and Proc. of the Manchester Literary and Philosoph. Soc., Vol. LII, 1908 and II. On the Ulodendroid scar, ibid.) die Meinung geäußert, daß diese *Ulodendron*-Narben nicht die Reste ehemaliger Strobili, sondern solche von abgefallenen Zweigen sind, die kegelförmige Erhebung in der Mitte soll dann die abgebrochene Zweigstele und nicht der Stiel eines Strobilus gewesen sein.

Man könnte die *Ulodendron*-Narben dann vergleichen mit den Narben, welche beim „Selbstschnitt" von *Populus* oder *Ficus elastica* nach dem Abfallen der abgeworfenen Zweige übrig bleiben, oder — wobei Dickenwachstum allerdings wieder eine Rolle spielt — mit den Malen, welche

jeder Buchenstamm um die Insertionsstelle der zugrunde gegangenen Seitenzweige zeigt.

Die Argumente, welche WATSON für seine Meinung vorbringt, sind folgende:

I. Bei *Bothrodendron mundum*, dessen Strobili aller Wahrscheinlichkeit nach klein waren und auf dünnen Zweigen saßen, sind auf dem Stamme ulodendroide Narben vorhanden.

II. Die in seltenen Fällen an den ulodendroiden Narben schlecht erhaltenen Organe waren sicher keine Strobili.

Wie wir sehen, ist Gewißheit hier nicht zu erhalten; die *Halonien* können Fruchtzweige gewesen sein oder auch nicht, denn dem Argumente WATSONS, daß die kleineren auf der ulodendroiden Narbe vorkommenden Narben Blattbündel sind und also für die „Zweignatur" des abgefallenen Stückes sprechen, kann ich deshalb nicht beistimmen, weil der Strobilus schließlich auch nur ein beblätterter „Zweig" ist. Auch das Argument, daß die großen SOLMSschen Strobili nicht auf diesen ulodendroiden Narben inseriert gewesen sein können, weil ihre Achse viel dicker ist als die kegelförmige Erhebung in der Mitte dieser Narbe, welche für den abgebrochenen Strobilusstiel gehalten wurde, ist nicht zwingend, denn wenn diese kegelförmige Erhebung eine abgebrochene Zweigstele gewesen ist, was auch möglich wäre, kann sie ebensogut eine abgebrochene Stele der Strobilusachse gewesen sein.

Die Anatomie der *Ulodendren* ist die eines gewöhnlichen siphonostelen *Lepidodendron.* Periderm wurde nachgewiesen, nicht aber sekundäres Holz oder Phloem, das Dickenwachstum war hier also Rindendickenwachstum.

Die unter dem Namen

Halonia

bekannten, vermutlich fertilen Zweige von *Lepidophloios* (Fig. 307, II) waren meistens dünner als die *Ulodendren.* Sie tragen außer den gewöhnlichen Blattpolstern nicht vertiefte Narben, wie *Ulodendron*, sondern Stümpfchen abgebrochener Organe, welche offenbar in Spiralen standen. Stücke, welche später versteinerten, als sie ihre Rinde schon verloren hatten, entbehren natürlich der Blattpolster. Die Anatomie ist die eines haplostelen oder die eines siphonostelen *Lepidodendron*-Stammes. Von der zentralen Stele gehen kleine zylindrische Stelen nach den Stümpfchen der abgebrochenen lateralen Organe. Diese Stümpfchenstelen geben wieder Blattbündel ab, so daß wir ruhig annehmen dürfen, daß die abgebrochenen Organe Blätter trugen, wahrscheinlich Sporophylle.

In Gegensatz zu den vermutlich sitzenden Strobilis von *Ulodendron* waren die von *Halonia* offenbar gestielt, daher das Fehlen vertiefter Narben. Sicherheit herrscht zwar auch hier nicht, aber die Wahrscheinlichkeit, daß *Halonia* der fertile Zweig eines *Lepidophloios* ist, ist doch groß.

Betrachten wir jetzt einmal die

Strobili

selbst. Sie sind unter den Namen *Lepidostrobus* bekannt, und bestanden, wenn sie auch bei verschiedenen Arten von sehr verschiedener Form sind, stets aus kegelförmigen Achsen, welche dicht mit sitzenden Sporophyllen — bisweilen als *Lepidophyllum* beschrieben — bedeckt waren.

Offenbar zeigen sie eine zunehmende Spezialisierung, welche entfernt an die beiden Untergattungen *Urostachya* und *Rhopalostachya* der jetzigen *Lycopodien* erinnert.

Bei einigen hatte der Strobilus eine von der eines vegetativen Endzweiges eines *Lepidodendron* noch wenig abweichende Form (Fig. 307, II, 1), war also gestreckt kegelförmig, fast zylindrisch, bei anderen hingegen war er anders geformt und glich den Zapfen einer Kiefer (Fig. 302, 1).

Die Achse des Strobilus hat die Struktur eines vegetativen Zweiges und trägt die Sporophylle in einer eng gewundenen Spirale. Jedes Sporophyll erhält aus dieser Achse ein Gefäßbündel (Fig. 307, III, 2) in derselben Weise wie die gewöhnlichen Blätter. Das Sporophyll besteht aus einem horizontalen basalen Teil und einem gerade aufwärts strebenden Endteil (Fig. 307, III, 2); da nun an der Basis des aufwärts gerichteten Stückes eine Ligula vorhanden ist, ist das horizontale Stück mit dem Blattpolster dem vegetativen Stamme homolog, das aufrecht wachsende der Lamina.

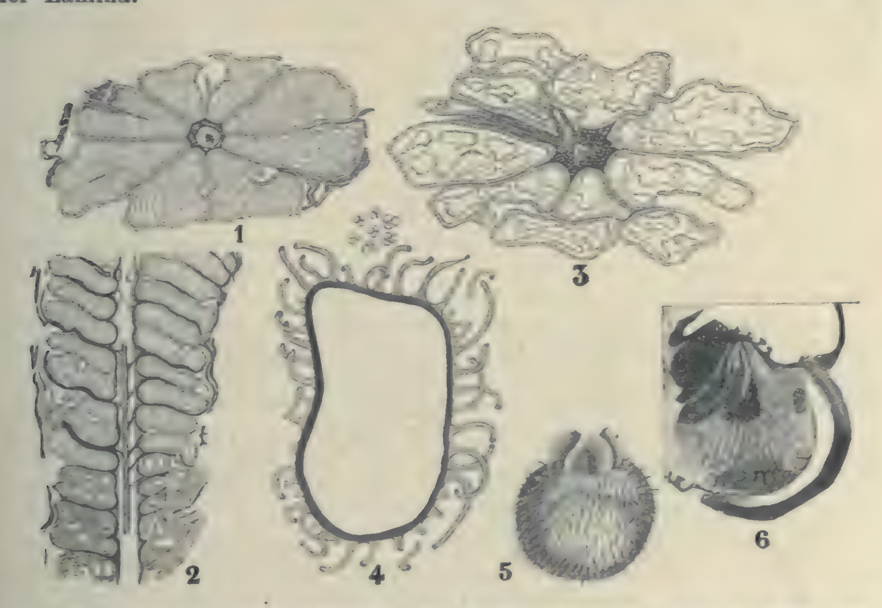


Fig. 308. 1—5 Lepidostrobus Veltheimianus, nach SCOTT, KIDSTON und BINNEY. 1 Querschnitt des Strobilus durch den mikrosporangialen Teil. 2 Längsschnitt des Strobilus, oben die Mikro-, unten die Makrosporangien. 3 Querschnitt des Strobilus durch den makrosporangialen Teil. 4 Querschnitt der Makrosporenwand, oben eine Gruppe von Mikrosporentetraden in derselben Vergrößerung gezeichnet. 5 Vermutlich infolge der Keimung aufgesprungene Makrospore. 6 Prothallium mit Archegonialhöhle, nach RENAULT.

Letztere trägt nun merkwürdigerweise einen nach unten gerichteten Vorsprung, so daß man mit einigem Recht meinen könnte, die Lamina wäre ehemals schildförmig gewesen und dieser Vorsprung der Rest der einen reduzierten Hälfte. Gegen diese Auffassung spricht aber entschieden das Fehlen eines Gefäßbündels in diesem Stücke, und es liegt hier wohl nichts anderes als ein zum Schutze der Sporangien entstandener Auswuchs vor, wie wir ähnliche Bildungen bei *Lycopodium annotinum* antreffen.

Jedes Sporophyll trägt auf seiner basalen adaxialen Seite, also zwischen Ligula und Achse, ein in radialer Richtung gestrecktes, eiförmiges Sporangium, welches mit seiner ganzen Länge am Sporophyll befestigt ist.

Vermutlich sind alle *Lepidostrobi* heterospor gewesen.

Diejenigen, von welchen wir dies mit Sicherheit wissen, trugen meistens die Makrosporophylle unten, die Mikrosporophylle höher hinauf am Strobilus (Fig. 308, 2). Diejenigen, bei welchen es unsicher ist, zeigen nur eine Art von Sporen, es ist aber Grund vorhanden anzunehmen, daß bei gewissen *Lepidodendren* neben Strobili mit Makrosporen solche mit Mikrosporen vorkamen, sei es auf denselben, sei es auf verschiedenen Exemplaren. Die Blattbasis des Sporophylls ist nicht breit, sondern im Gegenteil stielartig.

Die Sporangien können, wie bei *L. Brownii,* bis 2 cm lang und bis 5 mm breit sein. Eigenartig ist es, daß unter jedem Gefäßbündel, welches die Rinde verläßt, um in das Sporophyll einzutreten, bei *L. Oldhamius* eine Lücke im Gewebe vorhanden ist. Diese Lücke war im Leben wahrscheinlich mit Parenchym gefüllt und ist wohl nichts anderes als der Parichnos, den wir bei den vegetativen Blättern kennen gelernt haben. Auch hier finden wir in der Lamina, ebenso wie in der Lamina des vegetativen Blattes, um die Blattbündel herum Transfusionsgewebe.

Die Wand des Sporangiums besteht meistens aus einer einzigen Schicht pallisadenähnlicher Zellen (Fig. 308, 1, 3). Der lange schmale Stiel des Sporangiums ist in eine longitudinale Grube des Sporophyllstieles eingesenkt. Vom Stiele ausgehend dringt in das Sporangium ein Streifen zarten Gewebes ein, der sich lateral an der Innenseite der Sporangiumwand ausbreitet, ja bisweilen zu Trabekeln auswachsen kann, welche wohl zur Ernährung der Sporen in diesen großen Sporangien die nötige Nahrung herbeiführten (vergl. Fig. 308, 1, von *L. Veltheimianus*).

Bei dieser Art, einer der wenigen *Lepidostrobi,* welche in Verbindung mit dem Stamm gefunden wurden, waren die Mikrosporen normal tetraedrisch und maßen nur 20 μ im Durchmesser, während hingegen die Makrosporen schon mit unbewaffnetem Auge sichtbar waren und wenigstens 0,8 mm Durchmesser haben, also das Vierzigfache von dem der Mikrospore. Von letzteren wurden dann auch höchstens 16, vielleicht auch nur 8 in jedem Sporangium gebildet. Die Wand der Makrospore trug dicke gekrümmte Stacheln (Fig. 308, 4).

Abgefallene Makrosporen von *L. Veltheimianus* sind häufig, einige unter ihnen besaßen ein dreilappiges Krönchen (Fig. 308, 5), welches vermutlich aus den aufgerichteten Lappen der dreistrahligen Spalte entstanden ist, die sich bei der Keimung bildete. In einigen dieser Sporen wurde ein Gewebe gefunden (Fig. 308, 6), das zweifellos das Prothallium darstellt, und Renault fand darin sogar flaschenförmige Höhlungen, vermutlich die Archegonien.

Lepidodendron pflanzte sich also offenbar in derselben Weise wie die jetzigen *Selaginellen* fort.

Mit den *Lepidodendraceae* waren zweifellos die *Sigillariaceae* verwandt, welche wir also jetzt besprechen wollen.

Achtundzwanzigste Vorlesung.

Die Biciliaten.

I. Lycopodiales.

c) Sigillariaceae.

Betrachten wir das hierher gehörige Genus

Sigillaria.

Es weicht sowohl durch die Form und Stellung seiner Blattpolster, wie durch die anatomische Struktur des Stammes von *Lepidodendron* ab.

Das Xylem bildet nämlich nicht mehr einen einfachen Hohlzylinder, sondern spaltet sich in Bündel (Fig. 312, 2), wir haben es also nicht mehr mit einer Siphonostele, sondern mit einer Eustele zu tun.

Dieses Merkmal trennt die *Sigillarien* aber nicht scharf von den *Lepododendren*, denn bei gewissen *Sigillarien* ist das primäre Holz ununterbrochen, wir haben also noch eine Siphonostele (Fig. 312, 1).

Das beste Unterscheidungsmerkmal zwischen *Sigillaria* und *Lepidodendron* (inkl. *Lepidophloios*) bieten uns die

äußeren Merkmale.

Fangen wir also mit diesen an.

Die *Sigillarien* waren Riesenbäume von eigentümlichem Habitus (Fig. 309, I, II), mit spärlicher dichotomer Verzweigung, ja bisweilen ganz unverzweigt, so daß die aus langen, grasartigen Blättern bestehende Krone der des australischen baumförmigen *Juncaceen*-Genus *Xanthorrhoea* nicht unähnlich sah.

Die Blätter fielen viel früher als bei *Lepidodendron* ab und ließen auf dem Stamme, so wie bei *Lepidodendron*, Narben zurück.

Die Blattpolster waren entweder gar nicht vorhanden oder erreichten doch nie die Dimensionen von denen der *Lepidodendren* im Vergleich zu der eigentlichen Blattnarbe. Letztere sind wie mit einem Petschaft der Stammoberfläche eingedrückt, daher der Name *Sigillarien* oder Siegelbäume.

Die Blätter standen nicht, wie bei *Lepidodendron*, in Schrägzeilen, sondern in alternierenden Längsreihen, also in Quincunx. An den Blattresten unterscheidet man prinzipiell dieselben Sachen wie bei *Lepido-*

dendron; wir finden nämlich in der Mediane über der eigentlichen Narbe die Ligulargrube, auf der Narbe im Zentrum die Blattbündelspur, links und rechts davon den Parichnos (Fig. 309, 4). Die beiden elliptischen Narben unter der Laminarnarbe, welche bei *Lepidodendron*, wie POTONIÉ nachwies, als eine Art von Aerenchym oder Lenticellen zu betrachten sind, fehlen.

In Verbindung damit macht POTONIÉ auf kleine Punkte aufmerksam, welche auf *Sigillarien* mit unbeschädigter Epidermis wahrgenommen werden können und welche nach ihm vielleicht Spaltöffnungen sein könnten, die die Bildung von Lenticellen überflüssig machten.

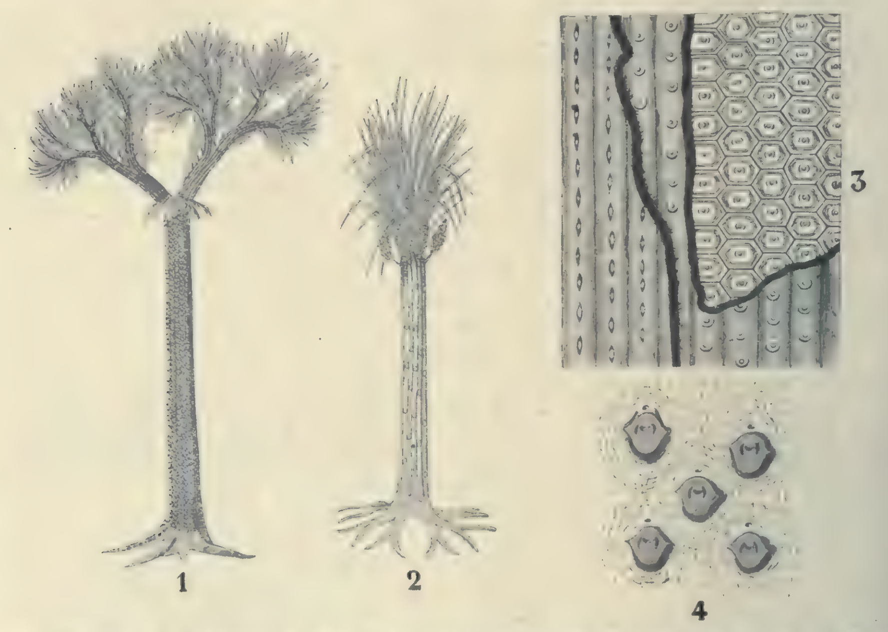


Fig. 309. 1 Sigillaria vom Favularia-Typus, nach POTONIÉ, restauriert. 2 Eine restaurierte Eusigillaria mit Rhytidolepis-Struktur und Stigmaria, nach POTONIÉ. 3 Sigillaria tessellata, Stammoberfläche in verschiedenen Erhaltungszuständen, nach SCHIMPER; oben rechts die Oberfläche mit den Blattnarben, links davon die subepidermale Schicht, ganz links eine tiefere Rindenschicht von Syringodendron-Charakter. 4 Sigillaria Brardi (Leiodermaria-Typus), Stück der Stammoberfläche mit fünf Blattbasen, oberhalb einer jeden die Ligulargrube, im Zentrum der Blattnarben das Gefäßbündel, links und rechts davon der Parichnos.

Vielleicht ließe sich diese Frage mittels einer von NATHORST empfohlenen Methode lösen. Sie besteht darin, daß man über das betreffende Fossil Kollodiumlösung ausgießt, nach deren Eintrocknung das gebildete Kollodiumhäutchen abnimmt und an der Innenseite mit dem Mikroskop betrachtet. Dieses gibt dann einen Hohldruck der betreffenden Oberflächenstruktur, und Spaltöffnungen ließen sich so bei anderen Pflanzenfossilien sehr gut nachweisen. Einige vorläufige Versuche im Reichsherbarium lehrten uns, daß die besten Resultate an ausgeglühtem Material, an dem die Kohlenreste entfernt waren, erhalten werden können, und daß an unausgeglühtem Material jedenfalls die ersten Kollodiumhäutchen, welche Staub und lose anhaftende Kohlenteilchen mitnehmen, wegzuwerfen sind.

Selbstverständlich erhält man auch bei *Sigillaria*, je nachdem Steinkerne der Markhöhle, der Innenseite der Rinde, Hohldrucke oder körperliche Versteinerungen, unversehrte oder teilweise verfaulte Exemplare vorliegen, andere Gebilde, und es ist hier dieselbe Vorsicht wie bei *Lepidodendron* und bei Fossilien überhaupt zu beobachten.

Ein Beispiel dafür liefert die in Fig. 309, 3 nach SCHIMPER reproduzierte Abbildung von *S. tessellata*, welche rechts den Abdruck der Epidermis, daneben die der Außenschicht der Rinde darstellt. Auf letzterer ist unter jedem Blattbündel die halbmondförmige Parichnosschicht sichtbar, und links zeigt sich eine tiefere Rindenschicht, in welcher nur der Parichnos sichtbar ist. Dieser Erhaltungszustand wurde als ein *Syringodendron* benanntes Genus beschrieben.

Das Genus *Sigillaria* wird in 2 Subgenera eingeteilt:

Stamm gerippt . . . . *Eusigillaria*
Stamm ohne Rippen . . . . *Subsigillaria*

Bei *Eusigillaria* stehen nun die Blätter auf den nur durch enge Gruben voneinander getrennten Rippen. Von diesen zwei Untergattungen sind die *Subsigillarien* geologisch die jüngsten, in den ältesten Schichten werden also nur *Eusigillarien* gefunden.

Der zuerst auftretende Typus von

Eusigillaria

ist das frühere Genus *Favularia*, bei welchem die Rippen aus dichtgestellten, aber individuell unterscheidbaren Blattpolstern bestehen (Fig. 309, 1). Dann tritt das frühere Genus *Rhytidolepis* (Fig. 309, 2) auf, wo von individuellen Blattpolstern nichts mehr zu sehen ist; diese sind, wie die Ligulargruben zeigen, zu Längsrippen verschmolzen. Es hat sich aber herausgestellt, daß *Favularia* und *Rhytidolepis* keine guten Genera sind, indem beide Typen auf demselben Stammstück vorkommen können (Fig. 310, 2). Die *Eusigillarien* erscheinen im Kulm und erreichten ihren Höhepunkt im Karbon. Die

Subsigillarien

sind für die oberen Schichten des produktiven Karbons und für das Perm charakteristisch. Auch bei ihnen hat man 2 Subgenera unterschieden.

Das eine Subgenus *Clathraria* oder der sogenannte cancellate Typus (Fig. 310, 3 oben) weist mehr oder weniger ausspringende Blattpolster auf, welche dichtgedrängt stehen und bei welchen die schiefen Parastichen mehr auffallen als die senkrechten Orthostichen, so daß ein *Lepidophloios*-artiger Habitus entsteht. Das andere Subgenus, *Leiodermaria* (Fig. 310, 4), hat weit entfernte, durch glatte Rindenstücke getrennte Blattnarben und erinnert an *Bothrodendron*.

Auch diese Genera oder Subgenera sind aber unberechtigt, indem, wie Fig. 310, 3 zeigt, dasselbe Stammstück beiderlei Strukturen aufweisen kann.

Vielleicht ist der *Favularia*-Zustand bei *Eusigillaria* und der *Clathraria*-Zustand bei *Subsigillaria* nur der Ausdruck langsamen Wachstums, bei dem die Blattnarben nahe zusammen stehen, und der *Rhytidolepis*-Zustand bei *Eusigillaria* und der *Leiodermaria*-Zustand bei *Subsigillaria* weisen auf Perioden schnellen Wachstums hin.

Es ist also höchstens die Trennung in die Subgenera *Eusigillaria* und *Subsigillaria* berechtigt, und auch diese ist nicht scharf, so daß es oft schwierig ist, zwischen dem *Favularia*-Zustand von *Eusigillaria* und dem *Clathraria*-Zustand von *Subsigillaria* zu unterscheiden.

Von *Subsigillaria* sind jetzt etwa 200 Arten nach den Merkmalen der Stammskulpturen unterschieden; diese Arten haben nur zweifelhaften Wert, sicher aber hat es einmal eine ganze Menge von *Sigillaria*-Arten gegeben.

Das Blatt der *Sigillarien* (Fig. 311, 1) ist uns durch die Untersuchungen RENAULTS auch anatomisch bekannt geworden.

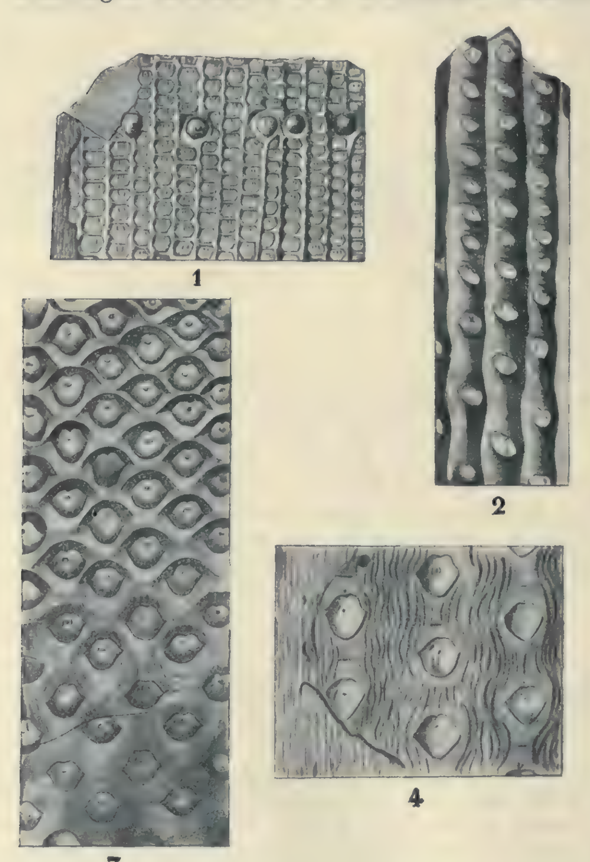


Fig. 310. 1 Sigillaria elegans, nach ZEILLER. Abdruck eines Stengelfragmentes mit Insertionsstellen der Strobili. 2 Sigillaria, unten mit rhytidoleper, oben mit tessellater Struktur, nach POTONIÉ. 3 Sigillaria Brardi mit verschiedenen Erhaltungszuständen; oben den Clathraria-Typus, unten den Leioderma-Typus zeigend, nach ZEILLER. 4 Sigillaria Brardi; die Kohlenrinde mit den Blattnarben ist links zum Teil weggesprengt, so daß der Steinkern mit Syringodendron-Skulptur zutage tritt, nach POTONIÉ.

In Form und Struktur gleicht es sehr dem eines *Lepidodendron*. Auch hier finden wir zwei tiefe Längsgruben (Fig. 311, 2), eine links und eine rechts vom Mittelnerven an der Blattunterseite, auf welche die Stomata beschränkt sind. Das zentrale Gefäßbündel war nicht wie das von *Lepidodendron* kollateral, sondern konzentrisch; auch hier befand sich um das Bündel herum akzessorisches Xylem, dem Transfusionsgewebe der *Coniferen* vergleichbar, und überdies noch eine Sklerenchymscheide.

KIDSTON und ARBER haben es aber wahrscheinlich gemacht, daß das Blatt von *Sigillaria* normal zwei Bündel enthält, daß aber das in das Blatt eintretende Bündel noch unverzweigt ist, wenn es hineintritt, und daß dies der Grund ist, weshalb das *Sigillaria*-Blatt so oft als einbündelig beschrieben wird. Die Sache ist von einiger Wichtigkeit, weil RENAULT bei *Sigillariopsis Descaisnei* zwei Blattbündel beschrieb, und weil deswegen die Hierhergehörigkeit dieser Species bezweifelt wurde.

In der Nähe der Stomata ist das Mesophyll schwammig, sonst besteht es aus transversal gestreckten Elementen (Fig. 311, 5), welche, nach SCOTT, der Lamina vielleicht erlaubten, sich einzurollen und dadurch die Transpiration herabzusetzen.

Unter der Epidermis befindet sich, außer in den Blattgruben, eine Sklerenchymschicht.

Die Stomata stehen zwischen vielzelligen Haaren. Wahrscheinlich wurden die *Sigillaria*-Blätter unter Bildung eines Trennungsgewebes abgeworfen.

Das Blattpolster zeigt außen ein dickwandiges Hypoderm, der mehr innenwärts gelegene Teil ist zarter und enthält außer dem Blattbündel

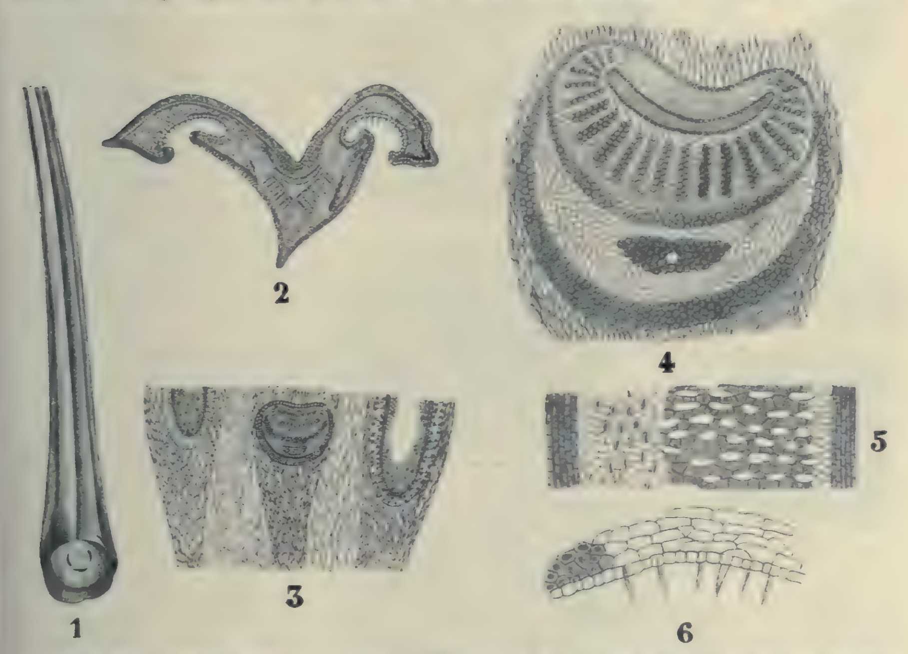


Fig. 311. 1 Blatt von Sigillaria spinulosa, von der Unterseite gesehen. 2 Querschnitt eines Blattes von Sigillaria latifolia. 3 Querschnitt eines Blattbündels und der beiden Sekretgänge von Sigillaria spinulosa. 4 Querschnitt des Blattbündels von Sigillaria spinulosa, unten eine Lakune von sklerifizierten Zellen umgeben. 5 Teil der inneren Oberfläche von einer der Blattrinnen, links die Spaltöffnungen, rechts das lakunöse Gewebe unter den Spaltöffnungen, ganz rechts das Hypoderm zeigend. 6 Querschnitt durch eine Blattrinne von Sigillaria Brardi, die Haare zeigend. Nach RENAULT.

die beiden Parichnosstränge (Fig. 311, 1). Das Gefäßbündel des Blattes zeigt auch hier, wie bisweilen bei *Lepidodendron*, Dickenwachstum (Fig. 311, 4); das primäre Xylem bildet eine schmale, transversale Platte, von dünnwandigem Gewebe umgeben. Daran grenzt an der Unterseite des Bündels das gebogene, sekundäre Holz mit radial gestellten Elementen (Fig. 311, 4), und darunter befindet sich das Phloem. Wir sahen schon, daß die Gabeln des Parichnos des Blattes sich tiefer in der Rinde zu einem einzigen, unter dem Blattbündel gelegenen Strang vereinigen.

Besprechen wir jetzt einmal die anatomische Struktur des *Sigillarien*-Stammes, und fangen wir dazu mit den ältesten, zum Subgenus *Eusigillaria* gehörigen Formen an.

Unsere Kenntnis ist in dieser Hinsicht noch sehr unvollständig, da es so selten geschieht, daß bei einem die innere Struktur zeigenden Stammstück zu gleicher Zeit die Oberflächenskulptur erhalten ist. Ohne letztere ist es aber nicht möglich, zu bestimmen, ob es zu *Eu-* oder zu *Subsigillaria* gehört.

Struktur zeigende Stücke von *Eusigillaria* sind sehr selten, und bis 1899 war kein einziges bekannt geworden; in diesem Jahre gab BERTRAND auf der Versammlung der British Association in Dover (Abstract in Ann. of Bot., 1899, p. 607) die Beschreibung von *S. elongata* BRONGN.; 1900

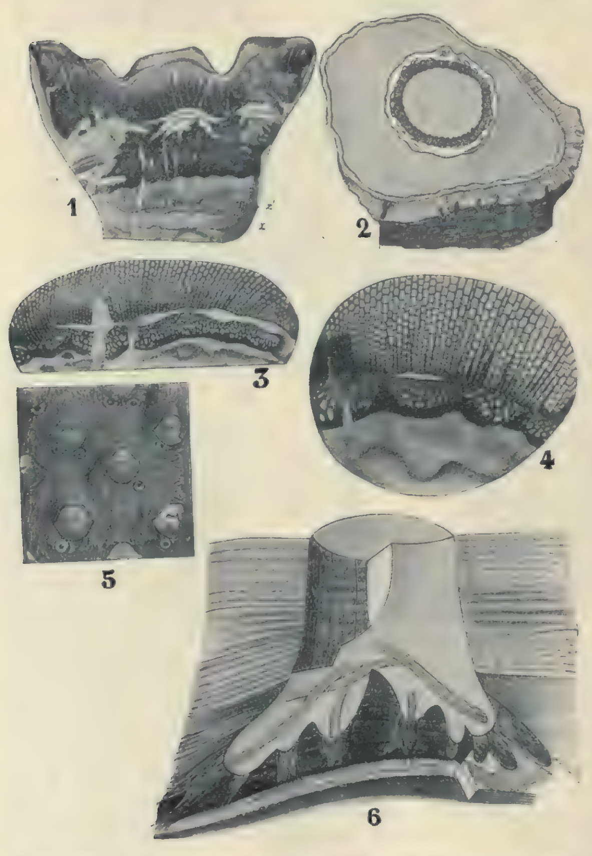


Fig. 312. 1 Sigillaria (Rhytidolepis-Typus). Stammsegment im Querschnitt, drei Rippen zeigend; x kreneliertes, primäres Holz; x_2 sekundäres Holz, Rest Cortex. 2 Sigillaria Menardi (Clathraria-Typus). BRONGNIARTS Originalexemplar, das primäre Holz bildet viele gesonderte Bündel. 3 Sigillaria spinulosa. Querschnitt des Stammes, das primäre und das sekundäre Holz zeigend, das primäre Holz zum Teil aus gesonderten, zum Teil aus zusammengeflossenen Bündeln bestehend; 1—3 nach SCOTT. 4 Sigillaria spinulosa. Teil des Holzes stärker vergrößert; die gesonderten, primären Holzstränge und das sekundäre Holz zeigend, nach KIDSTON. 5 Sigillaria Brardi. Ein Stückchen der epidermalen Stammoberfläche, unter den Blattnarben je 1 oder 2 Stigmaria-Narben, nach POTONIÉ. 6 Stigmariopsis von etwa 1 m Durchmesser, in schematischer Darstellung, nach GRAND'EURY.

beschreibt SCOTT in seiner Fossil Botany einen Stamm vom *Rhytidolepis*-Typus mit Struktur, und 1905 lehrt KIDSTON (On the internal structure of Sigillaria elegans BRONGN., Transact. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. XLI, Part III, No. 23) uns die Struktur von *S. elegans* kennen. Das sind bis jetzt die einzigen Fälle, in denen die Struktur einer gerippten *Sigillaria* bekannt geworden ist.

Fangen wir mit SCOTTS *Eusigillaria* vom *Rhytidolepis*-Typus an. Ein schönes Stück davon kam von Prof. BOYD DAWKINS in den Besitz des British Museum. Es zeigt folgende Struktur:

Die primäre Stele war offenbar eine Siphonostele (Fig. 312, 1), es ist jedoch nur ein Segment des Stammes erhalten geblieben. Die primäre Xylemzone (x) ist weniger als 1 mm dick und ganz geschlossen, so weit

sich dies an dem Segment feststellen läßt. Der Außenrand ist gezackt. Das sekundäre Holz (x_2) ist bis 4 mm dick, es hat eine gezackte Außenseite, welche mit den Einkerbungen der primären Zone korrespondiert.

Letzteres Merkmal erlaubt vielleicht, eine *Eusigillaria* von einem *Lepidodendron* zu unterscheiden, dessen Stammstruktur sonst, wie wir sehen, große Uebereinstimmung damit zeigt; scharf ist der Unterschied aber zwischen den *Lepidodendraceen* und *Sigillariaceen* nicht, denn Kidston weist nach, daß sich in der Reihe *Lepidophloios Harcourtii* — *Sigillaria elongata* — *Sigillaria elegans* unmerklich ein Uebergang von der *Lepidophloios*-Struktur zu der der *Sigillarien* mit zusammenhängendem Holze vollzieht. Um das sekundäre Holz herum finden wir die Innenrinde und eine dicke Zone von Periderm.

Die Blattbündelspuren stehen in vertikalen Reihen, welche mit den Rippen der Rinde korrespondieren.

Die Xylemteile der Blattbündel entspringen in den Einkerbungen des gezackten Stammxylems.

Hieraus ergibt sich die Homologie jedes konkaven Segments dieses Xylems mit den Bündeln der Eustele der ungerippten, bald zu beschreibenden *Subsigillarien*.

Wie Prof. Bertrand bemerkt, liefert uns also *Eusigillaria* einen Uebergang zwischen den siphonostelen *Lepidodendren* und den eustelen *Subsigillarien*, und *Sigillaria spinulosa* Rost = *S. Brardi* Brongn., eine *Subsigillaria*, zeigt durch die bisweilen verwachsenden Bündel seiner Eustele wieder den Uebergang zwischen *Eusigillaria* und *Subsigillaria*. Zu diesem Resultate gelangt auch Kidston, der uns folgende Tabelle (hier in umgekehrter Reihenfolge reproduziert) gibt, welche nicht nur die anatomische Struktur, sondern auch die Schichten angibt, in welchen die betreffenden Arten vorkommen.

Unteres Karbon Lower Coal Measures	Sigillaria elegans Brongn.	Stamm gerippt (Favularia-Sektion von Eusigillaria)	Primäres Xylem ein geschlossener Ring. Sekundäres Xylem eine zentrifugale Zone
Mittleres Karbon Middle Coal Measures (= Westphalien)	Sigillaria elongata Brongn.	Stamm gerippt (Rhytidolepis-Sektion von Eusigillaria)	Primäres Xylem ein geschlossener Ring. Sekundäres Xylem eine zentrifugale Zone
Oberes Karbon Upper Coal Measures	Keine strukturhaltigen Reste bekannt		
Unteres Perm	Sigillaria spinulosa Rost (= S. Brardi Brongn.)	Stamm ohne Rippen (Clathraria- u. Leiodermaria-Sektionen von Subsigillaria)	Primäres Xylem ein Kreis gesonderter Bündel, von denen einige oft verwachsen. Sekundäres Xylem eine zentrifugale Zone
Unteres Perm	Sigillaria Menardi Brongn.	Stamm ohne Rippen (Clathraria-Sektion von Subsigillaria)	Primäres Xylem ein Kreis gesonderter Bündel. Sekundäres Xylem eine zentrifugale Zone

Wie wir sehen, zeigten Bertrands *S. elongata* und Kidstons *S. elegans* dieselbe Struktur wie das oben nach Scott beschriebene Stück einer *Rhytidolepis*, nur ist das Stück von Kidston viel besser erhalten und zeigt die ganze Stele, wodurch noch fragliche Details sichergestellt wurden.

Wir sehen schon aus der Tabelle, daß die *Subsigillarien* eine Eustele besitzen; Fig. 312, 2, 4 mögen dies verdeutlichen. Wie wir sehen, stehen

die Bündel sehr dichtgedrängt, und infolgedessen entstehen auswärts seitlich verschmelzende keilförmige Stücke sekundären Holzes, welche schließlich einen ununterbrochenen Ring bilden.

Wie sahen schon, daß bei *S. spinulosa* (Fig. 312, 3) die Bündel des primären Holzes bisweilen zusammenfließen.

Die Blattbündel entspringen an der Außenseite der primären Stammbündel; sie waren, wie sich RENAULT ausdrückt, diploxyl, d. h. sie bestehen aus einem inneren, zentripetalen, primären Xylem und einem an dieses anstoßenden, zentrifugalen sekundären Xylem, welches letztere mit dem sekundären Holze des Stammes zusammenhing. Die Blattbündel der *Subsigillarien* zeigten also Dickenwachstum, wie die von

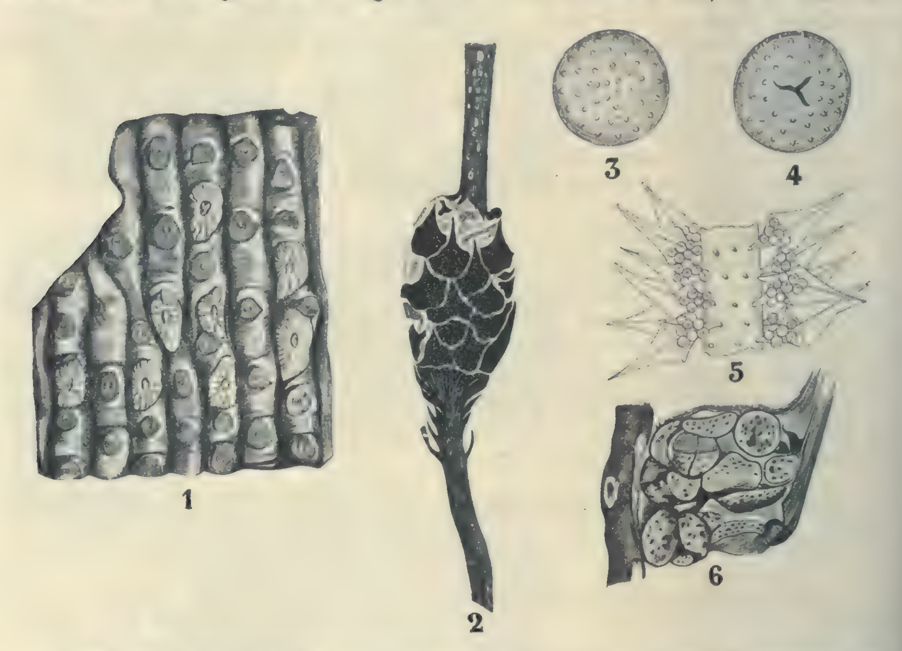


Fig. 313. 1 Sigillaria mamillaris (Rhytidolepis-Typus), Stammoberfläche, vertikale Rippen mit Blattnarben und Strobilusnarben zeigend, nach SCOTT. 2 Sigillariostrobus rhombibracteatus KIDSTON, Teil des Strobilus, unten den Stiel mit den sterilen Brakteen zeigend, die Sporophylle des oberen Teiles des Strobilus sind abgefallen, so daß dort die Achse zutage tritt, nach KIDSTON. 3, 4 Sigillariostrobus ciliatus KIDSTON, zwei Makrosporen. 5 Sig. Tieghemi ZEILLER, Fragment eines Strobilus, nach ZEILLER. 6 Sig. ciliatus KIDSTON, zwei Sporophylle mit Makrosporen, nach KIDSTON.

Lepidodendron Wunschianum; bei denen der *Eusigillarien* ist hingegen noch kein Dickenwachstum beobachtet worden.

Die Rinde besteht an der Außenseite aus den Resten der primären Rinde nebst den Blattbasen, an der Innenseite aus Periderm, das Phellogen bildet also nach innen zu Periderm.

Der Umstand, daß der *Subsigillaria*-Stamm eine Eustele hat und dikotylenartiges Dickenwachstum zeigt, veranlaßte BRONGNIART im Jahre 1839 dazu, sie aus den *Kryptogamen* auszuweisen und als gymnosperme *Dikotylen* zu betrachten.

Diese Auffassung war ganz natürlich, da bis dahin noch gar keine *Kryptogamen* mit sekundärem Dickenwachstum bekannt geworden waren.

Die Entdeckung der Fruktifikationen hat aber das Unhaltbare dieser Meinung gezeigt.

Die unterirdischen Teile, die Stigmarien, haben wir schon bei *Lepidodendron* besprochen, die als *Stigmariopsis* beschriebenen, sehr reichlich dichotom verzweigten Organe sind wohl nur als Modifikationen von *Stigmarien* zu betrachten. Es darf aber nicht verschwiegen werden, daß die Stammbasis von *Sigillaria* auch oberhalb des Bodens unter den Blattbasen bisweilen Luftwurzeln bilden konnte, wie aus den dort anwesenden Narben hervorgeht; vielleicht spielten diese die Rolle von Stützwurzeln oder vielleicht auch von Pneumatophoren wie jetzt bei vielen *Rhizophoren*.

Was die Fruktifikationen betrifft, so waren diese, wie die Narben zeigen, welche nach dem Abfallen der Strobili übrig blieben, auf den dickeren Zweigen oder auf dem Stamm selbst inseriert, und zwar in Kreisen oder in unregelmäßiger Verteilung (Fig. 313, 1).

Die Strobili, deren Zugehörigkeit zu *Sigillaria* zuerst von ZEILLER festgestellt wurde, tragen den Namen *Sigillariostrobus*. Die gefundenen Strobili gehören offenbar sehr verschiedenen Arten an; der Erhaltungszustand ist aber sehr unvollkommen, ein strukturhaltiger *Sigillariostrobus* ist leider bisher unbekannt.

Alle bekannt gewordenen *Sigillariostrobi* waren gestielt, d. h. der fertile Kurztrieb wuchs erst einige Zeit vegetativ, bevor er zur Bildung der Sporophylle überging. Von den meisten kennen wir nur noch Fragmente, aber KIDSTON fand einen vollständigen *Sigillariostrobus nobilis* von 22,5 cm Länge und 6 cm Breite.

Die Sporophylle stehen dichtgedrängt in Spiralen oder in alternierenden Quirlen. Die Form der Sporophylle ist bei den verschiedenen Arten verschieden; vermutlich waren alle *Sigillariostrobi* heterospor, bei einigen ist dies gewiß.

Der Ansatz der Sporangien war, bei der einzigen Art, bei welcher dies von KIDSTON mit einiger Sicherheit festgestellt werden konnte, genau so wie bei *Lepidodendron*: ein eiförmiger in radialer Richtung gestreckter Körper war mit seiner ganzen Länge oben auf dem horizontalen Teil des Sporophylls befestigt. Vielleicht war aber auch noch das distale Ende mit dem aufgerichteten Teile des Sporophylls in Verbindung oder dort von einem Indusium (etwa in der Weise von *Isoetes*) bedeckt.

Mit den *Sigillariaceen* und *Lepidodendraceen* sind nun noch eine Anzahl von Gattungen verwandt, deren Unterbringung in Familien vorläufig wohl nutzlos ist, und die ich in der folgenden Vorlesung zusammen behandeln will.

Neunundzwanzigste Vorlesung.

Die Biciliaten.

I. Lycopodiales.

d) Die Genera Bothrodendron, Spencerites, Mazocarpon, Lepidocarpon, Miadesmia und Pleuromeia.

Fangen wir mit dem Genus

Bothrodendron

an. Es ist dies eine Pflanze von sehr hohem Alter, welche ihren Höhepunkt im unteren Karbon erreichte und schon im oberen Devon vorhanden war. Trotz diesen hohen Alters ist dies eins der wenigen Fossilien, von dem wir einen Teil sozusagen in frischem Zustande kennen.

Man kennt nämlich aus Tavarkovo in der Provinz Tula des zentralen Rußland Schichten, welche aus sogenannter Papierkohle bestehen. Die Kohlenadern sind dort etwa 20 cm dick und haben das Aeußere einer Ablagerung sehr dünner toter Blätter. Die Lamellen bestehen aber aus nichts als aus der fast unveränderten, weder verkohlten noch imprägnierten Cuticula von *Bothrodendron*-Stämmen. Abgewaschen haben sie eine hellbraune Farbe, schwellen im Wasser auf, färben sich mit Anilinfarbstoffen und zeigen bei chemischer Analyse ungefähr dieselbe Zusammensetzung wie die der Cuticula rezenter Pflanzen. In Millionen von Jahren ist also hier die Cuticula so gut wie unverändert geblieben.

Bis vor kurzem waren keine Stämme mit Struktur bekannt, das Reichsherbarium in Leiden besitzt aber jetzt einige von Lomax erhaltene Struktur zeigende Reste, von deren Beschreibung ich aber, um Herrn Lomax nicht vorzugreifen, hier Abstand nehmen muß.

Bothrodendron ist von *Lepidodendron* durch die viel kleineren und voneinander viel weiter entfernten Blattnarben verschieden, auch hatten die Blätter keine polsterförmig angeschwollene Basis (Fig. 314, 1, 2). Oberhalb der Narbe befindet sich die Ligulargrube, die Narbe selber hat meistens nur 1—1,5 ccm Durchmesser, zeigt aber die Blattbündelspur und die beiden Parichnosnarben. Die Rinde ist fein punktiert oder längs- oder querwellig-grubig. Die Narben der Blattbündel sind in der Rinde einfach linear.

Dichotom verzweigte Exemplare und ulodendroide Stammstücke sind ebenso wie, denen von *Lycopodium* täuschend ähnlichen, Zweiglein mit dichtgedrängten linear-lanzettlichen Blättern bekannt.

Die Narben stehen, wie bei *Lepidodendron*, in Schrägzeilen. In bezug auf die Rindenskulptur steht *Bothrodendron* also durch das Fehlen der Blattpolster niedriger als *Lepidodendron* und *Sigillaria*, ist auch, im großen und ganzen betrachtet, älter als diese Gattungen.

Die Frage nach der Fruktifikation von *Bothrodendron* ist noch offen. Die Zugehörigkeit der von WATSON beschriebenen Strobili (The cone of Bothrodendron mundum WILL., Mem. and Proc. of the Manch. Literary and Philos. Soc., Vol. II, Part I, 1908) ist nicht sicher und vielleicht noch weniger die Hierhergehörigkeit von *Spencerites*, von welchem SCOTT (Progressus Rei Botanici, Vol. I, p. 171) bemerkt:

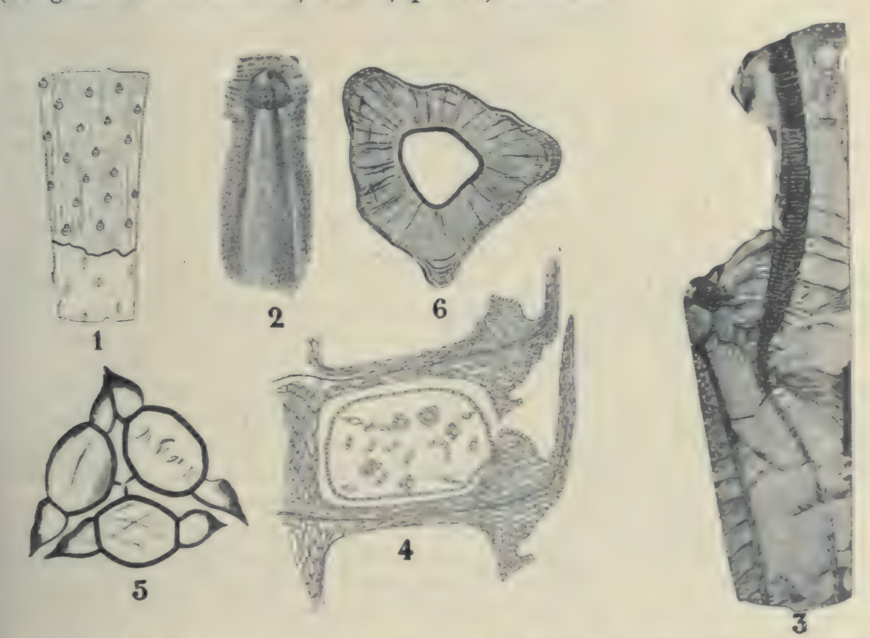


Fig. 314. 1 Bothrodendron punctatum L. et H. Stengelfragment, oben die Rinde mit den Blattnarben, unten die subkortikalen Narben zeigend. 2 B. minutifolium, nach POTONIÉ, die noch zum Teil kohlig erhaltene Außenrinde mit Blattnarben zeigend. 3 Bothrodendron, Strobilus, nach KIDSTON. 4 Spencerites insignis, etwas diagrammatischer Längsschnitt des Strobilus, das distal angeheftete Sporangium zeigend, nach Miß BERRIDGE. 5 Spencerites insignis, Sporentetraden, nach KIDSTON und BINNEY. 6 Spore, den Flügel in Oberansicht zeigend, nach KIDSTON und BINNEY.

„Vegetative Stems, agreeing very closely in structure with the axis of *Spencerites* are known (vermutlich Schnitte desselben Stückes von LOMAX, oben erwähnt) and suggest a possible relation with *Bothrodendron*."

Da aber *Spencerites*, nach Lady ISABEL BROWN, keine Ligula besaß, ist ihre Hierhergehörigkeit sehr zweifelhaft. Bei *Sigillariostrobus* ist aber auch noch keine Ligula aufgefunden worden.

Der unter dem Namen

Spencerites (Fig. 314, 4, 5, 6)

bekannte Strobilus ist aber an und für sich interessant genug, um hier besprochen zu werden.

Er weicht von dem der *Lepidodendron*-artigen Strobili dadurch sehr ab, daß das Sporangium am distalen Ende angeheftet ist, und zwar an einem Gewebepolster, welches sich an der Grenze des horizontalen und des vertikalen Stückes des Sporophylls befindet.

Das erinnert nun sehr an die Anheftung der Sporangien bei *Sphenophyllum*, mit dem wichtigen Unterschied aber, daß das Sporangium hier kein Gefäßbündel erhält, das Gewebspolster, welchem es aufsitzt, kann also nicht ein adaxialer (ventraler in SCOTTS, dorsaler in anderer Nomenklatur) Blattlappen sein, für welchen SCOTT das Sporangiophor der *Spenophylla* hält.

Die Sporen hielten in der Größe etwa zwischen gewöhnlichen Makro- und Mikrosporen die Mitte, und da bloß eine Art von Sporen gefunden worden ist, war *Spencerites* möglicherweise isospor, die Zahl der bekannten Strobili ist aber nicht groß genug, um dies sicherzustellen.

Die Struktur der Sporangienwand weicht von der von *Lepidostrobus* dadurch ab, daß die Zellen wenigstens zum Teil in der Ebene der Wand ihre größte Länge haben, während die prismatischen Pallisadenzellen, welche die Wand eines *Lepidodendron*-Sporangiums zusammensetzen, senkrecht auf der Ebene der Wand stehen.

Sehr merkwürdig ist der Umstand, daß die Sporen geflügelt sind, indem um den Aequator der tetraedrischen Spore herum ein breiter, hohler, ringförmiger Flügel verläuft, der durch Aufblähung der Cuticula an jener Stelle entstanden ist. Auf dem Querschnitt scheint es also, als besäße die Spore zwei Luftsäcke, etwa wie die vom Tannenpollen.

Die Achse der Spore zeigt bei einigen Arten eine Haplo-, bei anderen eine Siphonostele. Die Rinde ist ziemlich kompliziert gebaut, infolge des Umstandes, daß die Mittelrippe, wie bei gewissen *Selaginellen*, aus verwebten trabekulären Filamenten besteht, welche in Verbindung treten mit der Innen- und mit der Außenrinde, sowie mit den Scheiden der zu den Sporophyllen verlaufenden Gefäßbündel.

Um den Xylemteil der Stele herum liegt das Phloem, um dieses herum die Innenrinde, das soeben beschriebene lakunäre Gewebe und dann die Außenrinde, welche aus anastomosierenden Sklerenchymsträngen besteht, deren Maschen mit dünnwandigem Gewebe gefüllt sind, in welchem die Gefäßbündel verlaufen.

Da wir von *Bothrodendron* noch so wenig wissen und die Zugehörigkeit von *Spencerites* noch so zweifelhaft ist, hat jede Spekulation zu geringen Wert.

Es wäre verführerisch, mittels *Spencerites* z. B. *Sigillaria* mit ihrem vielleicht ventral und distal angehefteten Sporangium an die *Sphenophylla* anzuschließen und so letztere mit den *Lycopodineen* in Verbindung zu bringen.

Der Umstand aber, daß *Sphenophyllales* und *Equisetales* offenbar verwandt sind und daß letztere polyciliat sind, legt den Gedanken nahe, daß erstere auch polyciliat waren, was aber selbstverständlich nur eine Vermutung ist. Sollte es sich herausstellen, daß sie biciliat gewesen sind, so ließen sich in der Tat die *Lycopodineen* in oben skizzierter Weise mit den *Sphenophyllales* in Verbindung bringen.

Ein anderes, sehr eigentümliches Genus ist

Mazocarpon,

ein noch unbeschriebenes Sporangium, von welchem Miß BENSON in der New Phytologist zwei hier reproduzierte Figuren und SCOTT in der neuen Auflage seiner Fossil Botany ebenfalls eine Figur gibt.

Scott erwähnt in der Progressus Rei Botanicae, Vol. I, p. 169, daß die großen wurstförmigen Makrosporen in einem soliden parenchymatischen Gewebe liegen, welches das Sporangium ausfüllt, und daß die Sporen öfters ein Prothallium, bisweilen sogar Archegonien zeigen.

Es war also zu erwarten, daß dieses Gewebe entweder Trabekulärgewebe oder ein außerordentlich entwickeltes Tapetum wäre. Offenbar ist es nun, wie Fig. 315, 1 zeigt, aus beiden zusammengesetzt. Die Figur gibt nämlich das Sporangium wieder, nachdem die Tapetenzellen durch die heranwachsenden Makrosporen zerstört worden sind. Wir sehen also, daß das sterile Gewebe

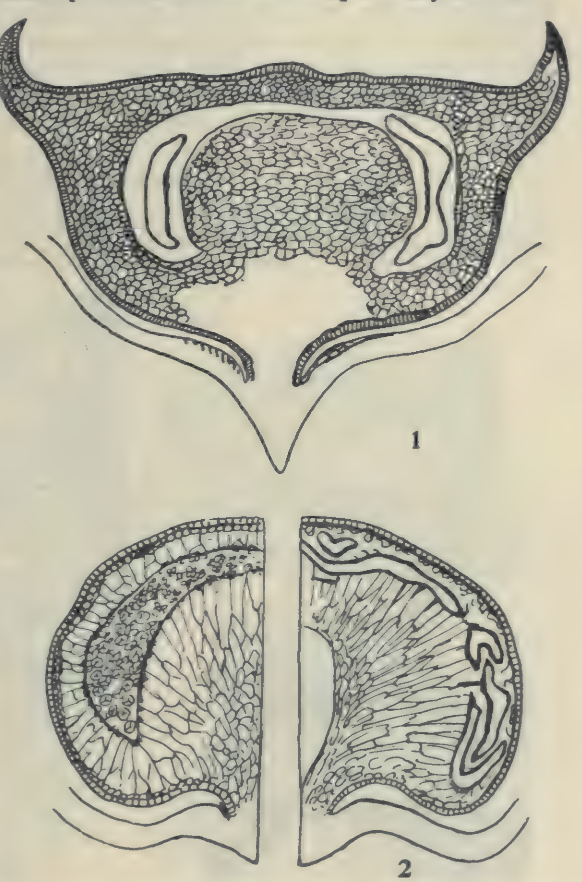


Fig. 315. 1 Mazocarpon, nach Miß Benson. Diagramm eines Tangentialschnittes eines Makrosporophylls. 2 Lepidostrobus Mazocarpon. Diagramme von halben Tangentialschnitten eines Mikro- und eines Makrosporophylls (Royal Holloway College Collection, Coll.-No. 266, 4 and 192 n). Links das Mikrosporophyll. Nach Miß Benson.

innerhalb des Sporangiums einen Wulst bildet, und daß unten von diesem Wulst zwei Flügel ausgehen, welche die ganze Innenwand des Sporangiums bekleiden. Das scheint mir nur als ein mächtig entwickeltes Trabekulargewebe zu deuten zu sein.

Weniger stark, aber doch auch noch sehr ausgiebig entwickelt scheint dieses Gewebe bei einem in „the Burntisland Rock“ gefundenen Sporangium zu sein, das von Miß Benson wegen seines Zusammenvorkommens mit *Lepidodendron Pettycurense: Lepidostrobus Mazocarpon* genannt wird. Wenigstens scheint der Umstand, daß im Makrosporangium die die Wand auskleidenden Zellen zerstört werden,

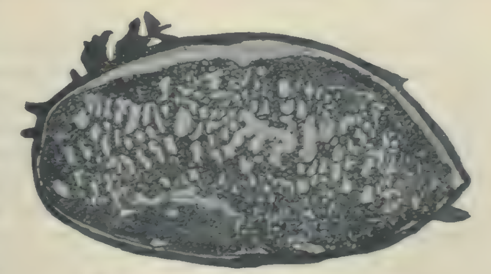


Fig. 316. Mazocarpon Benson Ms. Isolierte Makrospore mit Prothallium im Innern. Vergr. 1:35. Nach einer Photographie von Herrn W. Tams (Scott, Coll. 1756), nach Scott.

dafür zu sprechen, daß dies Tapetumzellen gewesen sind, und das Trabekulärgewebe dürfte hier auf den zentralen Wulst beschränkt sein, die bei *Mazocarpon* gebildeten Flügel desselben aber fehlen.

Wie wir wissen, ist das Sporangium von *Mazocarpon* noch sehr unvollständig aufgeklärt und hat deswegen noch nicht das Interesse, welches die beiden folgenden Genera *Lepidocarpon* und *Miadesmia* wegen des bei ihnen vorhandenen Anfanges einer Samenbildung beanspruchen.

Lepidocarpon

ist, so wie *Miadesmia*, wie gesagt, interessant, weil es zeigt, wie auch bei reinen Kryptogamen Samenbildung entstehen kann.

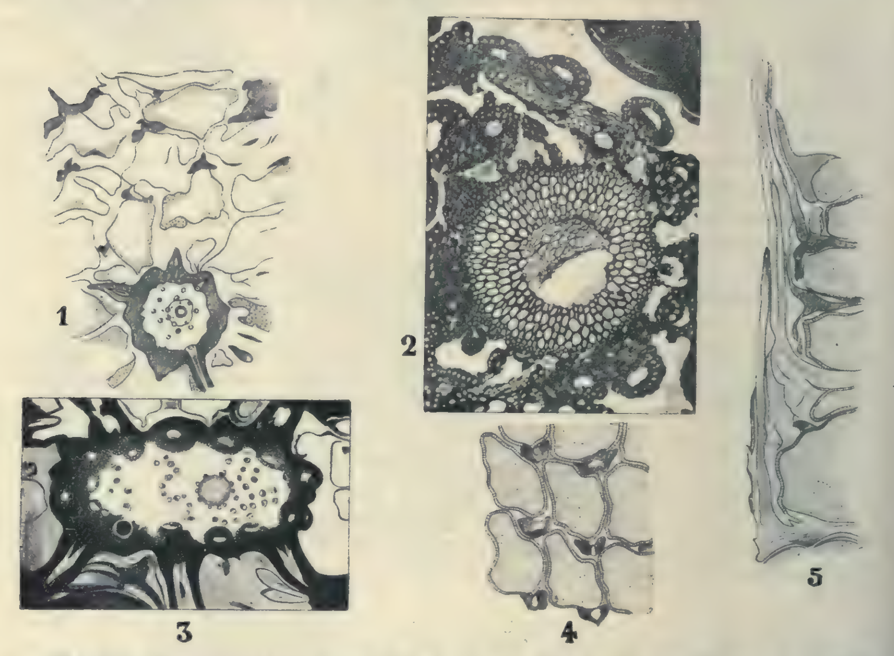


Fig. 317. Lepidocarpon, nach Scott. 1 Strobilus quer durchschnitten. 2 Derselbe, die Struktur der Achse zeigend. 3 Derselbe, mit den in die Sporophylle eintretenden Blattbündeln. 4 Querschnitt, die Sporangien und die zugehörigen Sporophylle zeigend. 5 Ebenso im Längsschnitt.

Mit Recht betont Scott (Origin of Seedbearing plants, 1903) die Schwierigkeiten, welche die Befruchtung bei den *Lepidodendron*-Bäumen gehabt haben muß. Dazu war es doch nötig, daß Makro- und Mikrosporen in enge Nachbarschaft gelangten, und da die Masse der ersteren oft die hunderttausendfache der letzteren war, war die Chance, daß Körper so verschiedenen Gewichts nebeneinander fielen, sehr gering, daher vermutlich die große Mikrosporenproduktion und das waldartige Zusammenwachsen dieser Bäume.

Es würde also einen entschiedenen Vorteil geboten haben, wenn die Makrosporen am Baume verblieben und dort mit den Mikrosporen in Berührung kämen, zumal dann, wenn die Makrosporen oder deren Sporangien oder gar die Makrosporophylle Einrichtungen zum Auffangen und Festhalten der Mikrosporen ausbildeten. Ersteres ist in gewissem

Sinne bei einigen *Selaginella*-Arten geschehen, das zweite ist durch eine hinzutretende Komplikation bei den *Gymnospermen* der übliche Modus, das dritte bei den *Angiospermen* allgemein der Fall.

Die Uebertragung der Mikrosporen auf die auf der 2x-Generation verbleibenden Makrosporen nennt man Pollination oder Bestäubung, denn der Pollen der *Gymnospermen* und *Angiospermen* besteht eben aus nichts als Mikrosporen.

Bei den *Gymnospermen* wächst nun um das Makrosporangium eine Hülle empor, das sogenannte Integument, welches über dem Makrosporangium nur eine runde Oeffnung, die sogenannte Mikropyle, übrig läßt, welche den Pollen auffängt, und so wurde das sogenannte Eichen gebildet. Bei den *Angiospermen* ist dieses Integument bestehen geblieben;

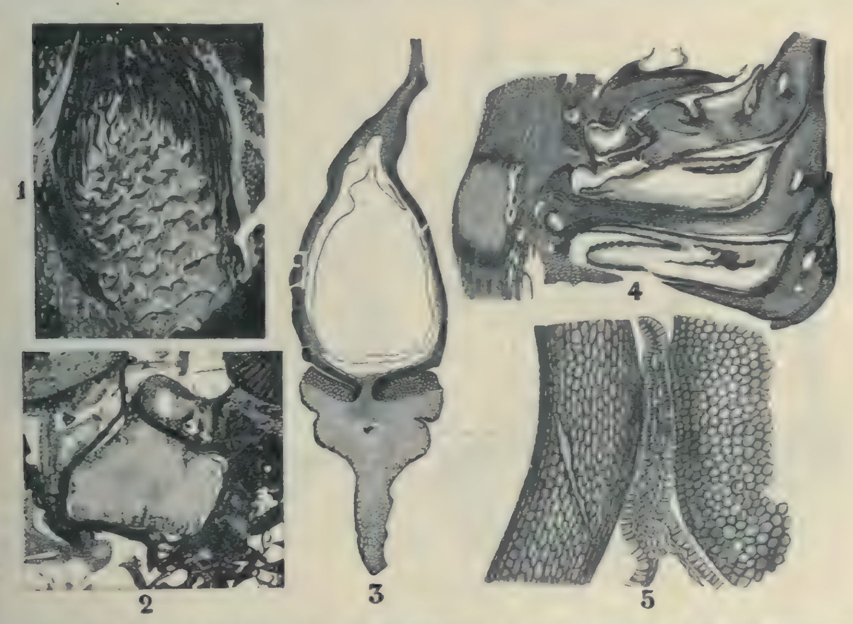


Fig. 318. Lepidocarpon, nach SCOTT. 1 Tangentialschnitt des Strobilus, die Insertion der Sporangien zeigend. 2 Längsschnitt eines Sporangiums mit Makrospore und Integument. 3 Ebenso mit dem Sporophyll. 4 Längsschnitt durch 3 Makrosporophylle. 5 Längsschnitt durch die Spitze des Makrosporangiums.

die Mikropyle fängt aber nicht mehr den Pollen auf, sondern dient höchstens als Eintrittsstelle für den Pollenschlauch (der aber auch wohl von unten in das Ei eintritt). Die Spitzen der umgebogenen oder miteinander verwachsenen Makrosporophylle haben sich zum Pollen auffangenden Apparat, zum Stigma, entwickelt. Die Integumente der *Angiospermen*-Eichen sind wohl nur noch ein Rest früherer gymnospermer Bestäubungsweise.

Der junge Makrostrobilus von *Lepidocarpon* ist einem gewöhnlichen *Lepidostrobus* ganz ähnlich.

Wahrscheinlich war *Lepidocarpon* die Makrosporenfruktifikation des unter dem Namen *Lepidodendron Harcourtii* bekannten Fossils, welches, wie wir sahen, von allen anderen *Lepidodendren* verschieden ist durch das Fehlen von Dickenwachstum. Die Mikrosporen wurden wahrschein-

lich in einem der *Lepidostrobi* gebildet, welche nur Mikrosporen enthalten, vielleicht wohl *Lepidostrobus Oldhamium,* bei welchem die Anatomie der Achse mit der von *Lepidodendron Harcourtii* übereinstimmt, und von welchem nur mikrosporangiate Strobili bekannt sind.

Das dickste Stammstück, welches von *Lepidodendron Harcourtii* gefunden wurde, hatte einen Durchmesser von 8 cm, die Art gehörte also wahrscheinlich nicht zu den großen Bäumen, wenn sie auch immerhin eine bedeutende Höhe erreicht haben mag.

Wir sahen schon, daß die Makrostrobili in jugendlichem Zustande nicht von einem gewöhnlichen *Lepidostrobus* unterschieden werden können, das Sporangium ist denn auch mit seiner ganzen Länge der adaxialen

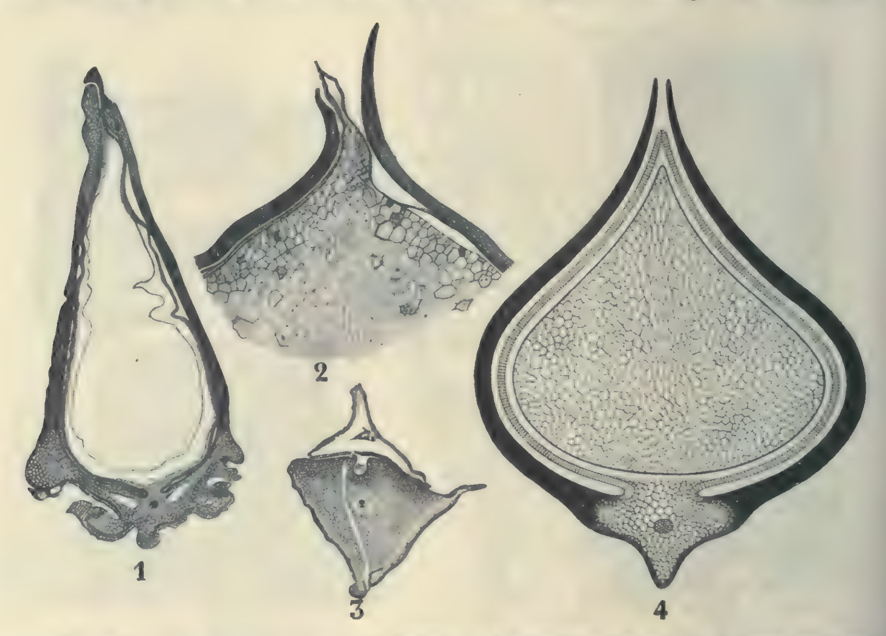


Fig. 319. Lepidocarpon, nach Scott. 1 Längsschnitt durch das Makrosporangium; darin eine leere Makrospore, und um dieselbe herum das Integument; das zugehörige Sporophyll quer getroffen. 2 Längsschnitt durch die Spitze des integumentierten Makrosporangiums mit einer prothalliumhaltigen Makrospore. 3 Querschnitt durch ein Sporophyll, die Insertion des Sporangiums zeigend. 4 Schematischer Längsschnitt durch die prothalliumerfüllte Makrospore im Makrosporangium eingeschlossen und letzteres vom Integument umhüllt, sowie die Insertion auf dem quer durchschnittenen Sporophyll zeigend.

Seite des Sporophylls angeheftet, welches, so wie das Sporophyll von *Lepidostrobus,* eine Ligula besitzt.

In jedem Makrosporangium gelangt aber nur eine Makrospore zur Entwickelung, die drei übrigen abortieren, und diese eine füllt in der Weise eines Embryosackes das ganze Makrosporangium aus. Um das Makrosporangium herum wächst darauf eine Hülle empor (Fig. 318, 2 und Fig. 319, 4), welche sich aus der adaxialen Sporophyllseite erhebt und ganz mit dem Integument des *Pinus*-Eichens zu vergleichen ist, jedoch mit dem Unterschied, daß über dem Makrosporangium ein langer Schlitz statt einer kreisrunden Mikropyle offen bleibt, es ist also das Integument viel weniger geschlossen als z. B. bei *Pinus.*

Während die Makrospore sich noch in dem Sporangium befindet und letzteres noch auf dem Baume sitzt, wird in ihr das Prothallium gebildet. Vermutlich fand auch die Pollination auf dem Baume statt, und darauf fielen der Strobilus oder die Sporophylle herunter, indem sich der Embryo in dem abgefallenen Makrosporangium entwickelte. Das ist wenigstens die landläufige Meinung, da keine Embryonen bis jetzt gefunden wurden; sehr zwingend scheint mir dies aber nicht, denn es ist auch ganz gut möglich, daß nur noch unreife „Samen" gefunden worden sind und der Embryo sich doch noch auf dem Baum entwickelte, in welchem Falle mit vollstem Recht von einem Samen geredet werden könnte. Chi lo sabero?

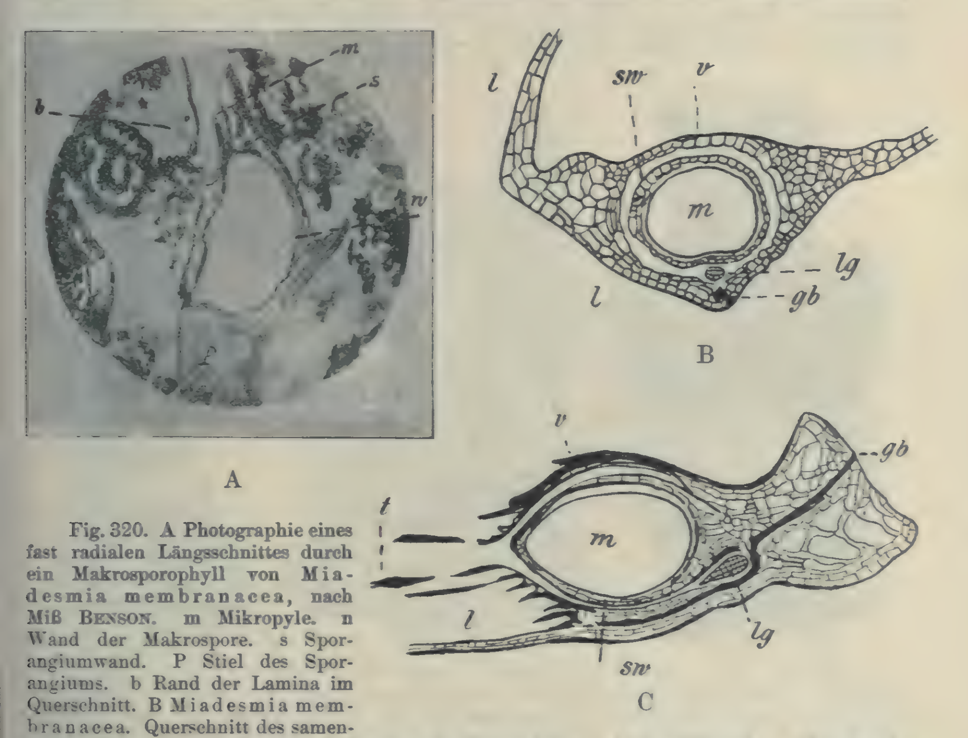


Fig. 320. A Photographie eines fast radialen Längsschnittes durch ein Makrosporophyll von Miadesmia membranacea, nach Miß Benson. m Mikropyle. n Wand der Makrospore. s Sporangiumwand. P Stiel des Sporangiums. b Rand der Lamina im Querschnitt. B Miadesmia membranacea. Querschnitt des samenartigen Organs, nach Scott. ll Lamina des Sporophylls. gb Gefäßbündel. v Velum oder Integument. lg Ligula. sw Sporangiumwand. m Makrospore. Vergr. 1:30. C Miadesmia membranacea, nach Scott. Radialschnitt des samenartigen Organs. t Tentakeln. Die übrigen Buchstaben wie in Fig. 320 B.

Noch weiter hatte es

Miadesmia

in der Samenbildung gebracht, indem bei ihr eine kreisrunde Mikropyle gebildet wurde. Dies war ein kleines Pflänzchen, welches zuerst von Bertrand (1895, Sur une nouvelle Centradesmide de l'époque houillère, Assoc. franç. p. l'avancem. d. Sciences, 23e session, Caën, T. II, p. 588) beschrieben wurde. Das dünne Stengelchen des krautigen Pflänzchens trug vierzeilige Blätter je mit ziemlich großer Ligula und hatte ganz das Aussehen einer *Selaginella*, es besaß eine einfache monarche Stele. Die Blätter sind durch eine einschichtige Membran, welche in einzellige Haare ausläuft, gefranzt.

Im Jahre 1902 fand Miß BENSON (New Phytol., Vol. I, p. 58) die Fruktifikation, einen makrosporangiaten Strobilus. Das Makrosporangium ist nicht mit seiner ganzen Länge dem Sporophyll angeheftet, sondern nur am proximalen Ende befestigt, auch in dieser Hinsicht nach *Selaginella* hinneigend, und es ist von einem ebenfalls aus der adaxialen Sporophyllseite entspringenden Integument umgeben, welches eine echte kreisrunde Mikropyle über dem distalen Ende des Sporangiums bildet (Fig. 320, A, C).

Die Mikropyle hat überdies an ihrem Rande lange, an die von *Gnetum Gnemon* erinnernde Tentakeln, welche wohl zweifellos die Mikrosporen auffingen (Fig. 320, C). Ist also diese Struktur durch die kreisrunde Mikropyle schon samenähnlicher als die von *Lepidocarpon*, so wird

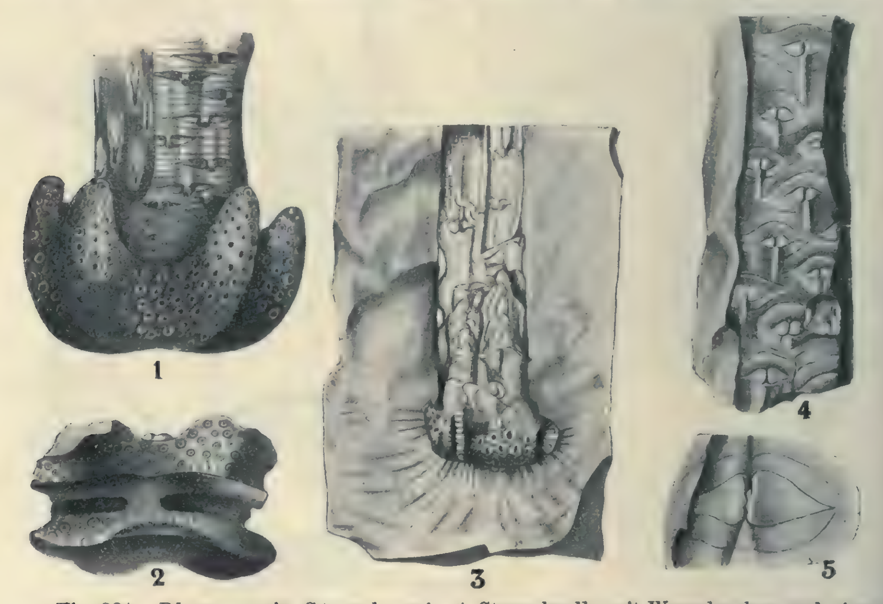


Fig. 321. Pleuromeia Sternbergi. 1 Stammknolle mit Wurzelnarben und einem Stück des oberirdischen Stammteiles der rechts die epidermale Oberfläche mit Blattnarben, links die subepidermale Struktur zeigt, nach BISCHOF. 2 Stammknolle von unten gesehen, nach POTONIÉ. 3 Stengelstück mit Basis, nach SOLMS. 4, 5 Stengelstücke mit Blattnarben, nach SOLMS.

diese Aehnlichkeit noch dadurch erhöht, daß die Wand des Makrosporangiums viel weniger als bei *Lepidocarpon* entwickelt ist, das Integument also auch schon seine schützende Rolle zu spielen anfängt. Auch hier war nur eine Makrospore im Makrosporangium. Prothallien sind aber bis jetzt nicht gefunden worden, so daß die auch hier abgefallenen Sporophylle sicher noch unbefruchtete Makrosporen trugen. Ueber den Zeitpunkt der Befruchtung und über die Frage, ob auch der Embryo an der Pflanze gebildet wurde, sind wir also noch in Unsicherheit.

Sicher ist es aber, daß zweimal, und wohl sicher voneinander unabhängig, bei den ausgestorbenen *Lycopodiales* Samenbildung angefangen hat.

Auch bei einem rezenten Genus, bei einigen *Selaginella*-Arten, ist Samenbildung durch Miß LYON bekannt geworden. Auch hier geschah dies — die nicht samenbildenden *Selaginellen* zeigen das — unabhängig

von den soeben beschriebenen Fällen, so daß wir annehmen dürfen, daß Samenbildung wenigstens dreimal bei den *Lycopodiales* stattgefunden hat.

Bevor wir aber uns den *Selaginellen* zuwenden, müssen wir noch ein sehr unvollständig bekanntes Genus fossiler *Lycopodiales* erwähnen, nämlich

Pleuromeia,

zumal weil man bisweilen *Isoetes* daran anschließen will, was meines Erachtens unwahrscheinlich ist, weil diese *Pleuromeia* q. q. *Lycopodinee* wohl biciliat gewesen sein wird und *Isoetes* polyciliat ist.

Von *Pleuromeia* sind etwa 1 m lange Stammstücke aus dem oberen triassischen Buntsandstein bei Bernburg bekannt geworden, wo sie nicht

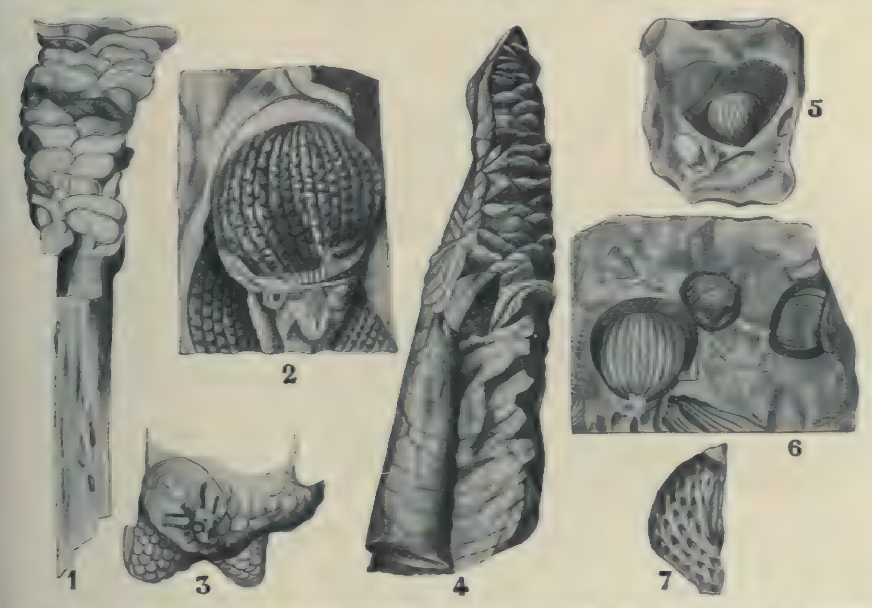


Fig. 322. Pleuromeia Sternbergi. 1 Stammrest mit dem unteren Teile des terminalen Strobilus, nach BISCHOF. 4 Die Spitze des Strobilus. 2 Fruchtschuppe, von der oberen Seite gesehen. 3 Basis des Stammes, an der ein Kreuzarm abgebrochen ist, auf dessen Querschnitt den Zentralkanal und die von ihm ausgehenden, den Spuren der Appendices entsprechenden Kanäle zeigend. 5 Zapfenschuppe von der Unterseite. 6 Ebenso, ein Steinstück mit mehreren Exemplaren. 7 Eine der Längshälften von dem abgebrochenen Kreuzarmende des in Fig. 3 dargestellten Exemplars, von der inneren an den Zentralkanal stoßenden Seite gesehen, die Mündungen der Appendicesspuren zeigend. Fig. 2—7 nach SOLMS.

selten sind. Sie unterscheiden sich von einer unverzweigten *Sigillaria* zumal durch ihre unterirdischen Organe. Die von einem *Sigillaria*-Stamme ausstrahlenden, dichotom verzweigten, langen Stigmarien sind hier nämlich durch vier unverzweigte, abgerundete, mehr oder weniger hakenförmig aufgekrümmte Lappen ersetzt, welche durch tiefe Gruben getrennt und mit Wurzelnarben bedeckt sind (Fig. 321, 1). Die Basis von *Pleuromeia* erinnert also, zumal von unten betrachtet (Fig. 321, 2), an den gelappten Stamm von *Isoetes*, und es ließe sich *Isoetes* von *Pleuromeia* ableiten unter der Annahme, daß der Stamm bedeutend verkürzt war.

Die Anatomie ist noch sehr wenig bekannt, die Strobili, welche nur in Bruchstücken gefunden wurden, hatten nierenförmige Sporophylle, die je ein Sporangium trugen. Wie der Strobilus am Stamm befestigt war, ist nicht genau bekannt. Die Blätter scheinen klein gewesen zu sein, und im Stamme war wohl sicher ein Mark vorhanden, auch ein Parichnos scheint vorhanden gewesen zu sein. Bis auf weiteres muß *Pleuromeia* aber als ein Fossil sehr zweifelhafter Verwandtschaft betrachtet werden, das uns wohl noch eine Ueberraschung bereiten könnte.

Dreissigste Vorlesung.

Die Biciliaten.

I. Lycopodiales.

e) Die Selaginellaceae.

Zu dieser Familie gehören ausnahmslos krautige Gewächse ohne Dickenwachstum. Wenn man nur die *Selaginellen* aus der Schweiz kennt, verbindet man mit dem Begriffe *Selaginella* nur allzu leicht die Begriffe alpin und moosartig, und ich wenigstens erinnere mich sehr gut der Ueberraschung, als ich als ganz junger Mann um Baltimore herum *Selaginellen* in der Ebene wachsen sah. Auch von der Moosartigkeit ist bei den großen, kräftigen *Selaginellen,* wie man sie z. B. im javanischen Urwald sieht, nur wenig übrig geblieben, erreichen diese doch mehr als $1/2$ m Höhe, ja es gibt in Südamerika sogar mehrere Meter lange, kletternde Arten.

Es wird den Einblick in diese Familie sicher erleichtern, wenn wir die beiden Subgenera, in welche die über 500 Arten enthaltende, einzige hierhergehörige Gattung *Selaginella* zerfällt, kurz charakterisieren. Man unterscheidet dann:

I. *Homoeophyllum* HIERONYMUS (syn. *Homoeophyllae* SPRING; syn. *Homotropae* AL. BR.; *Selaginella proper* BAK.; *Euselaginella* WARB.). Blätter isomorph, radiär gestellt. Sporophylle isomorph, Stengelorgane überall monostel.

II. *Heterophyllum* HIERONYMUS (syn. *Heterophyllae* SPRING; *Dichotropae* AL. BR.; *Stachynandrum* BAK.; *Homostachys* BAK.; *Heterostachys* BAK.; *Boreoselaginella* WARB.). Blätter heteromorph, anisophyll und in verschobener schiefer Kreuzstellung, wodurch die Sprosse dorsiventral werden. Strobili radiär-vierzeilig oder dorsiventral. Sporophylle isomorph oder heteromorph. Stengelorgane monostel oder polystel.

Beide Gruppen sind im allgemeinen scharf getrennt, nur eine Art, *S. sanguinolenta* aus Sibirien und China, bildet, da bei ihr die Dorsiventralität durch äußere Bedingungen hervorgerufen wird, einen Uebergang zwischen beiden Gruppen, und man kann dieselbe willkürlich bei den *Homoeophyllen* oder bei den *Heterophyllen* unterbringen. HIERONYMUS

tat letzteres, ich wäre eher geneigt, ersteres zu tun, da bei allen *Heterophyllen* die Dorsiventralität erblich ist.

Diese auf steinigen oder wenigstens periodisch trocknen Standorten wachsenden Pflänzchen haben aufrecht wachsende Sprosse mit 4 Reihen anliegender, gleich großer, derber Blätter, welche quer zur Längsachse des Stengels inseriert sind. An vermutlich feuchten und schattigen Standorten jedoch treten anisophylle



Fig. 323. Selaginella sanguinolenta, nach GÖBEL. Links: Spitze eines gewöhnlichen, isophyllen Sprosses. Vier Blattreihen vorhanden aus gleich großen und gleich gestalteten Blättern. Rechts: Dorsiventraler, anisophyller Sproß von oben, etwas stärker vergrößert als die linke Figur.

Sprosse auf, wenn auch der Unterschied zwischen den Blättern nicht so groß ist wie bei anderen *Selaginellen*. Bei diesen stehen an der Oberseite des Stengels Blätter, welche kleiner sind als die Seitenblätter, und außerdem sind die Blätter schief inseriert, wodurch sie eine günstigere Stellung erhalten, da sie sich dann so wenig wie möglich decken. Sie sind also wohl plagiotrop und schwach dorsiventral geworden unter dem Einfluß schwacher einseitiger Beleuchtung, worauf auch die größeren Maße der Blätter hinweisen.

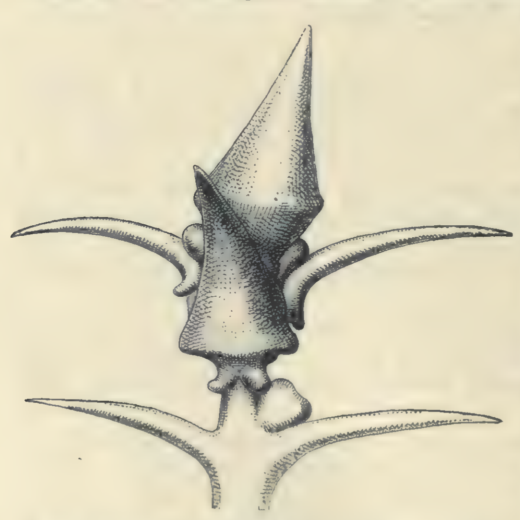


Fig. 324. Selaginella Preissiana, unteres Stück einer Blüte, nach GÖBEL.

Eine zum Subgenus *Homoeophyllum* gehörige Art, *S. Preissiana* aus Australien, ist interessant, weil die Sporophylle der vierzeiligen Strobili, mit Ausnahme des untersten, an ihrer Unterseite geöhrt sind und mit diesem Ohre das Sporangium des nächst unteren Sporophylls bedecken.

Das Subgenus

Homoeophyllum

kann nun in zwei Sektionen zerlegt werden:

a) *Cylindrostachyae*, bei welchen die Sporophylle in komplizierten Spiralen oder Wirteln stehen. Hierher z. B. die auf den alpinen Wiesen von Lappland bis zu den Pyrenäen vorkommenden *S. selaginoides* (L.) LINK.

b) *Tetragonostachyae*, bei welchen die Sporophylle normal dekussiert, also vierzeilig stehen. Hierher z. B. *S. rupestris* (L. pr. p.) UNDERW. aus dem Osten Kanadas und der Vereinigten Staaten.

Da wir in den beiden obengenannten Arten wohl fast die einfachsten (*S. selaginoides*) und wenigstens in bezug auf die Befruchtung kompliziertesten (*S. rupestris*) *Selaginellen* vor uns haben, will ich mit der Besprechung dieser beiden anfangen.

Selaginella selaginoides (L.) LINK.

So wie alle *Selaginellen*, ist auch diese Art heterospor. Ich will also mit der Keimung der Mikrosporen anfangen.

Die Mikrosporen aller *Selaginellen* sind tetraedrisch und klein im Vergleich zu den Makrosporen. So ist der Durchmesser der Makrosporen von *S. selaginoides* 17mal so groß wie der der Mikrosporen. Die Mikrosporen einiger Arten haben ein distinktes Perispor, bei anderen ist dies

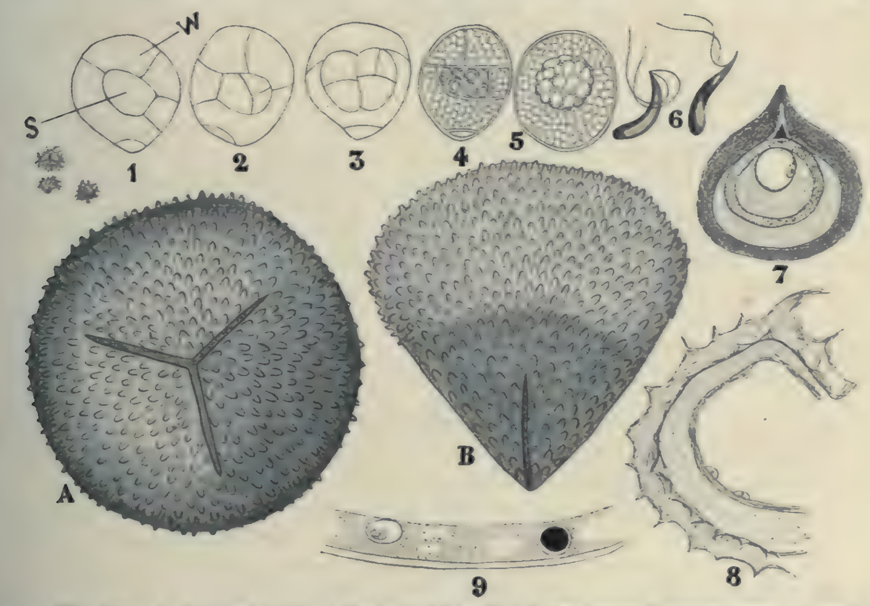
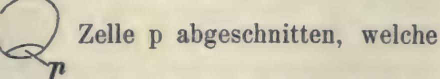


Fig. 325. I. Selaginella selaginoides (L.) LINK, nach HIERONYMUS. A und B Makrosporen in verschiedener Ansicht; links oberhalb der Fig. A: drei Mikrosporen bei derselben Vergrößerung gezeichnet. 1—5 Entwickelung der männlichen Prothallien von S. stolonifera, nach BELAJEFF. 6 Spermatozoen von S. cuspidata, nach BELAJEFF. 7 Junge Makrospore von S. helvetica, nach FITTING, die Energide mit dem Nucleus ist viel kleiner als die Sporenmembranen und wurde früher als Kern und Nucleoleus beschrieben, um sie herum das weit abstehende Endospor und um dieses herum das ebenfalls weit abstehende Exospor, die Zwischenräume mit Nährsubstanz gefüllt. 8, 9 Schnitte von einer älteren Makrospore von S. Kraussiana, die vielen Nuclei im Protoplast zeigend, nach CAMPBELL.

vom Exospor nicht getrennt. Die Sporen enthalten kein Chlorophyll, sondern hauptsächlich Oel als Reservesubstanz.

Die Keimung fängt schon innerhalb des Sporangiums an. Mittels einer Querwand wird eine kleine  Zelle p abgeschnitten, welche nach den meisten Autoren die einzige gebildete Prothalliumzelle ist, indem sie den Rest als die Mutterzelle des Antheridiums auffassen. Diese letztere bildet nun bald in der aus den Fig. 325, 1—5 ersichtlichen Weise

die Wandzellen (W) und die spermatogenen Zellen (S). GÖBEL ist hier aber anderer Meinung; nach ihm sind alle Wandzellen mit Ausnahme einer, der Deckelzelle des Antheridiums, Prothalliumzellen.

Sehr wichtig ist der Unterschied in den Auffassungen meines Erachtens nicht; jedenfalls haben wir ein stark reduziertes Prothallium vor uns, das nur ein Antheridium bildet. Schließlich werden, nach BELAJEFF, die Wände aller sterilen Zellen gelöst, und die Masse von Spermatiden, welche je ein biciliates Spermatozoon bilden, liegt lose im Innern der Mikrospore; die Wand letzterer zerreißt dann, und die Spermatozoen werden frei.

Die junge Makrospore ist eine eigentümliche Bildung (Fig. 325, 7). Das Exospor steht nämlich infolge stärkeren Wachstums weit vom Endospor ab, und der Zwischenraum ist mit Nährsubstanz ausgefüllt. Die Energide der Spore ist zu einem kleinen Ballen kontrahiert, zwischen ihr und dem Endospor befindet sich wieder ein mit Nahrung erfüllter Raum. Die Energide mit ihrem kleinen Nucleus gleicht auffallend einem Nucleus mit seinem Nucleolus und ist dafür in der Tat früher gehalten worden. Die zentrale Vakuole im Innern der Energide enthält Oel. Die Keimung der Makrospore fängt schon in der Mutterzelle an, das erste Zeichen ist die Teilung des Nucleus und die Anschwellung der Energide, wodurch diese dem Endospor angedrückt wird. Wir finden dann in der Spore ein wandständiges Plasma, in welchem die Kerne regelmäßig verteilt liegen (Fig. 325, 8, 9); bald aber fangen sie an sich an demjenigen Pole, an welchem die Sporenwand bei der Keimung zerspringen wird, anzuhäufen, und das Plasma spaltet sich dort in einkernige Energiden, welche sich alsbald mit einer Membran umgeben, wodurch oben in der Spore das ganz farblose, sogenannte primäre Prothallium entsteht (Fig. 326, 1, 2, 3). Letzteres wird in der Mitte dreischichtig, nach dem Rande zu einschichtig. Auf dem Querschnitt sind diese Zellen im Zentrum des Prothalliums oft merkwürdig regelmäßig hexagonal. Später verdicken sich die Membranen jener Prothalliumzellen, welche der Höhlung zugewendet sind, wodurch das bekannte Diaphragma (Fig. 326, 3) entsteht, das von PFEFFER für die erste Querwand in der Makrospore gehalten wurde. Im Cytoplasma unter dem Diaphragma sind zahlreiche Nuclei vorhanden, die Vakuole wird kleiner und kleiner, und schließlich ist die ganze untere Hälfte mit vielkernigem Plasma ausgefüllt; auch hier isolieren sich schließlich die Energiden unter Membranbildung, und so entsteht das sekundäre Prothallium (Fig. 326, 5). Offenbar tritt hier also schon frühzeitig eine Differenzierung in einen vegetativen und in einen generativen Teil des Prothalliums ein, wie wir das auf einem viel späteren Stadium bei *Lycopodium annotinum* kennen gelernt haben.

Kurz bevor die Makrosporen ausgestreut werden, bilden sich im generativen Teil des Prothalliums die ersten Archegonien (Fig. 326, 8). Diese entstehen in derselben Weise wie bei *Lycopodium*, jedoch mit dem Unterschied, daß bei weitem nicht eine so große Zahl von Halskanalzellen gebildet wird, wie dort üblich ist (Fig. 326, 9—12). In dieser Hinsicht gleichen sie vielmehr dem unter den *Lycopodien* ungewöhnlichen Verhalten von *L. cernuum*. Wenn die Archegonien, welche in großer Zahl gebildet werden, angelegt sind, erscheinen auf dem generativen Prothallium drei eigentümliche Höcker (Fig. 326, 6), welche, da sie bei der Sprengung der Sporenmembran behilflich sind, Sprenghöcker genannt werden. Bei denjenigen Arten, welche unterirdisch keimen, wie z. B. *S. selaginoides*, entwickeln sich später auf den Sprenghöckern Rhizoide,

welche dem Prothallium Wasser zuführen; die zur Entwickelung der Embryonen nötige Nahrung muß aber der generative farblose Teil des Prothalliums dem ebenfalls farblosen vegetativen Teile entnehmen.

Wenden wir uns jetzt der

Entwickelung der 2x-Generation

zu. Ueber die eigentliche Befruchtung ist nichts bekannt. Die erste Wand in der Zygote steht transversal (Fig. 326, 13 und Fig. 327, 1), und so wie bei *Lycopodium* wird die Zelle, welche dem Archegonhalse am nächsten liegt, zum Suspensor, liegt also hier dem Rhizoide bildenden Teil des Prothalliums zugewendet, also nach der Seite, woher das Wasser

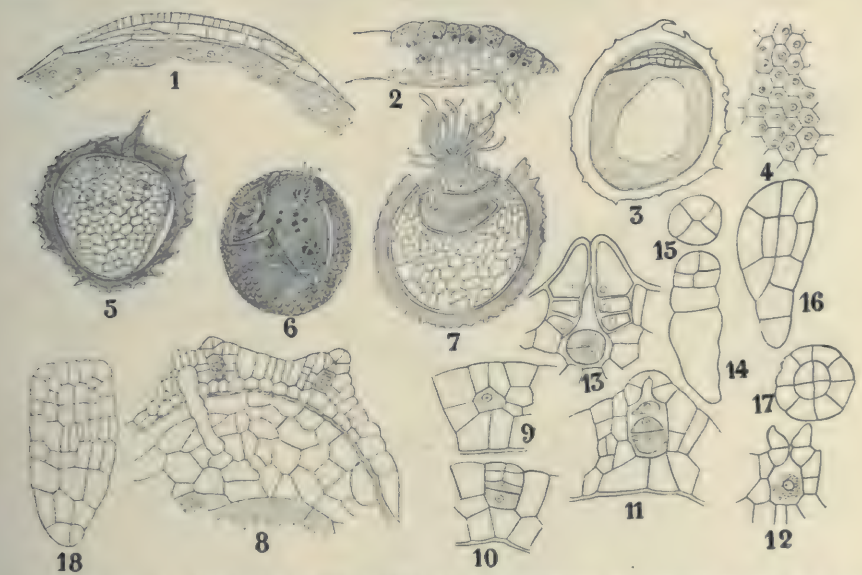


Fig. 326. 1 Selaginella Kraussiana. Längsschnitt des oberen Teiles einer fast reifen Makrospore, bevor das Diaphragma gebildet ist. Oben schon Gewebe gebildet, unten noch freie Kerne. 2 Die erste Zellbildung in einem jüngeren Stadium von der Seite. 3 Aelteres Stadium als 1, das Diaphragma gebildet, oberhalb desselben das primäre Prothallium. 4 Die erste Zellbildung in der Makrospore, von oben gesehen, alles nach CAMPBELL. 5 Längsschnitt durch eine keimende Makrospore von S. Martensii, nach HEINSEN, unten das Plasma noch netzartig, oben Bildung des Prothalliums. 6, 7 nach BRUCHMAN. S. selaginoides. 6 Aufgesprungene Makrospore mit 3 Sprenghöckern und den an ihnen entstehenden Rhizoiden. 7 Längsschnitt einer solchen Makrospore, einen Sprenghöcker mit Rhizoiden und im Innern einen Embryo zeigend. 8—12 S. Kraussiana, nach CAMPBELL. 8 Fast medianer Schnitt durch ein vollständig entwickeltes weibliches Prothallium, das Diaphragma zeigend. Das linke, befruchtete Archegon hat einen in das Prothallium eingedrungenen Embryoträger gebildet. 9—12 Entwickelung des Archegons. 13—18 Entwickelung des Embryos von S. selaginoides, nach BRUCHMANN.

kommt. Dieser Suspensor entwickelt sich aber viel stärker als bei *Lycopodium* (außer bei *S. apus,* wo er nach Miß LYON fehlt) und drückt den eigentlichen Embryo in sehr jugendlichem Zustande in den vegetativen Teil des Prothalliums hinein.

Die beiden ersten Teilungen in der eigentlichen Embryomutterzelle erfolgen senkrecht und rechtwinklig zueinander (Fig. 326, 15), wodurch also Quadranten gebildet werden; darauf entsteht eine horizontale Wand, und damit sind die Oktanten gebildet.

Von den vier terminalen Oktanten bilden zwei zusammen das erste Keimblatt, einer der beiden anderen den Stamm und der andere das zweite Keimblatt. Die vier übrigen Oktanten entwickeln sich zu einem oft sehr lang werdenden Hypokotyl, das bei *S. selaginoides* keinen Fuß bildet. Nachdem der Embryo sich durch Streckung einiger Hypokotylzellen fast senkrecht zur Längsachse des Archegons gestellt hat, entsteht aus dem jetzt der Stengelspitze gegenüberliegenden Ende des Hypokotyls die erste Wurzel (Fig. 327, 11), welche hier, in Gegensatz zu anderen *Selaginellen*, ohne Scheitelzelle wächst.

Bei anderen *Selaginellen*, wie z. B. bei *S. Martensii*, wird ein Fuß gebildet aus einem Teil des die Kotyledonen bildenden Oktanten. Schon die Kotyledonen von *Selaginella* bilden eine Ligula. Bei diesen Arten

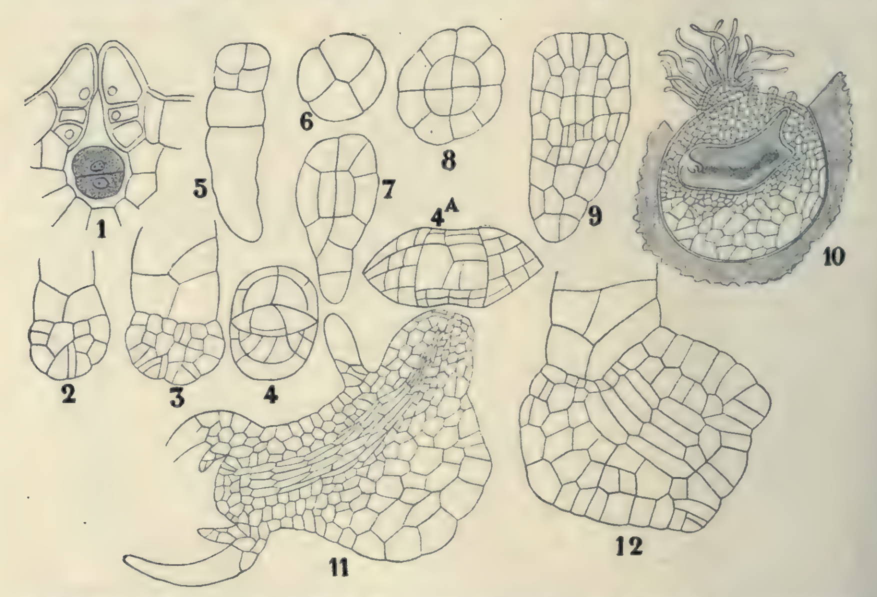


Fig. 327. Embryoentwickelung von Selaginella. 1, 5—10 S. selaginoides; die übrigen S. Martensii, nach BRUCHMANN und PFEFFER.

wird die Krümmung des Embryos durch das Wachstum des Fußes verursacht (Fig. 328, 2).

An der Stengelspitze des Embryos entsteht zunächst eine zweischneidige Scheitelzelle (Fig. 327, 4); diese ändert sich später, wenn die Kotyledonen angelegt sind, in eine vierseitige um, alsbald aber entsteht Dichotomie, so daß sich der Stengel dicht oberhalb der Kotyledonen gabelt (Fig. 328, 5), und zwar in einer Ebene senkrecht zu der, in welcher sich die Kotyledonen befinden.

In den Gabelspitzen wird zunächst wieder eine zweischneidige Scheitelzelle angelegt, welche genau so wie die ursprüngliche Scheitelzelle des Stengels orientiert ist, aber diese Orientierung wird später durch Torsion im Internodium geändert.

Die Bildung dieser Organe, ja sogar die erste Gabelung findet noch innerhalb des Prothalliums statt. Das Hervorbrechen des Embryos ist hauptsächlich die Folge von Hypokotylstreckung (Fig. 328, 4).

Während also *S. Martensii* in Stamm- und Wurzelspitze eine Scheitelzelle bildet, fehlt diese bei *S. selaginoides* gänzlich.

Ueberhaupt können wir bei den *Selaginellen* zwei Arten von Vegetationspunkten unterscheiden: stark gewölbte mit Scheitelzelle (z. B. *S. Martensii*) und flachere ohne Scheitelzelle, also wie bei *Lycopodium*,

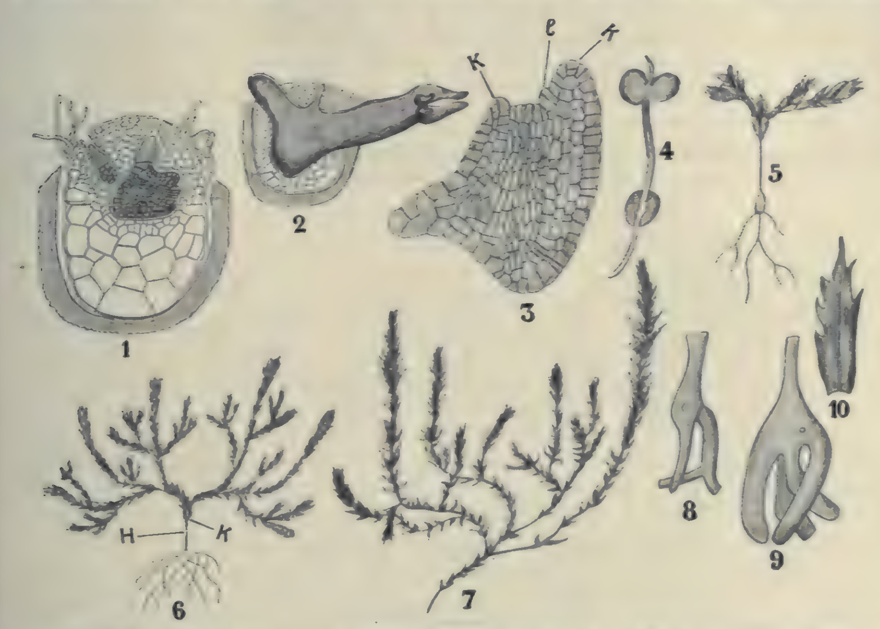


Fig. 328. 1 S. Martensii. Gekeimte Makrospore mit zwei Embryonen, nach PFEFFER. 2 Ebenso, der Embryo hervortretend, nach PFEFFER. 3—10 S. selaginoides, nach BRUCHMANN. 3 Embryo im Längsschnitt, links unten der Embryoträger, rechts unten die Stelle, wo die Wurzel entstehen wird. K die ersten Keimblätter, l die Ligula. 4 Junge Keimpflanze mit Wurzel, Hypokotyl, Kotyledonen und Plumula. 5 Etwas älteres Stadium, der Stengel unten verdickt, darüber das dünne ausdauernde Hypokotyl. 6 Aelteres Stadium. H Hypokotyl, K die beiden Kotyledonen. 7 Habitusbild einer Endverzweigung mit drei Strobili. 8, 9 Der Stammgrund einer jüngeren und einer älteren Pflanze. 10 Laubblatt.

z. B. *S. selaginoides*. Zwischen beiden Typen gibt es aber Uebergänge, so fand STRASBURGER bei *S. Wallichii* die Initialgruppe nur aus zwei Zellen bestehend.

Wir sahen schon, daß *S. selaginoides* (Fig. 328, 4) ein ziemlich langes aufrechtes Hypokotyl besitzt und daß sich der Stengel direkt über den Kotyledonen gabelt und zwar in einer Ebene senkrecht zu der, in welcher sich die Kotyledonen befinden. Die beiden Gabelzweige gabeln sich nun wieder und zwar jetzt in einer zur ersten senkrechten Ebene, wir erhalten also nebenstehendes Schema für diese Verzweigung, in welcher ○ die Spitze des Hypokotyls darstellt, α und β die Kotyledonen, a, a_0 die erste Gabelung, a_1, a_2 und b_1, b_2 die beiden nächsten Gabelungen.

a_1 a a_2

α (○) β

b_1 a_0 b_2

In die Ebenen a_1, a_2 und b_1, b_2 fallen nun alle weiteren Verzweigungen, welche nicht mehr rein dichotom sind, sondern durch Unterdrückung gewisser Zweiganlagen scheinbar monopodial werden und so orientiert sind, daß jeder Zweig zwei alternierende Seitenzweige und dann einen Strobilus bildet, welcher nach Ausstreuung der Sporen abstirbt. Bei dieser Art bildet nur das Hypokotyl Wurzeln (Fig. 328, 6), dieses ist also ein unentbehrlicher Teil der Pflanze, indem die Zweige keine Wurzeln zu bilden vermögen.

Wir sahen schon, daß die Blätter bei *S. selaginoides* isophyll sind; am Stengel stehen sie in 4 Längsreihen, etwas unter den Strobilis in Spiralen oder vielreihigen Wirteln, welche sich in den Strobilus fortsetzen. Die Ursache dieser eigentümlichen Aenderung der Blattstellung bei der

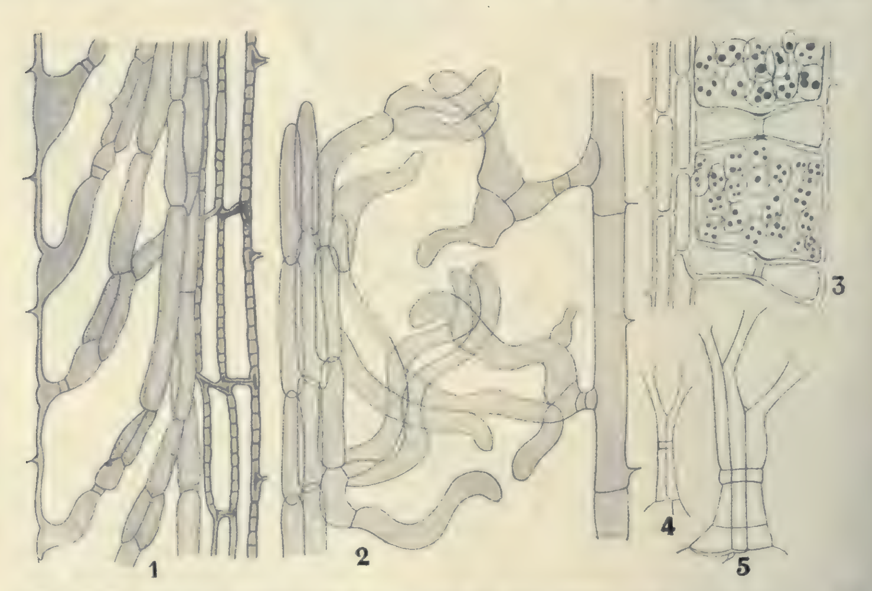


Fig. 329. Lakunar- oder Trabekulargewebe bei verschiedenen Selaginellen, nach GIBSON. 1 Teil eines Längsschnittes des Stengels von S. grandis MOORE. 2 Ebenso von S. viticulosa KL. 3 Teil eines Querschnittes des Stengels von S. plana DESV. 4 Zwei Endodermiszellen von S. Kraussiana A. BR., welche in einem gemeinsamen kutikularisierten Ring eingeschlossen sind. 5 Drei ebensolche in einen gemeinsamen Ring eingeschlossen.

Bildung der Strobili ist hier ebensowenig wie bei den *Phanerogamen*-Blüten bekannt; ich bin geneigt, darin bei den *Selaginellen* eine Rückkehr zur ursprünglich spiraligen Blattstellung, wie diese bei vielen *Lycopodien* vorkommt, zu sehen.

Die meisten *Selaginellen* bilden am Hypokotyl nur 3 Wurzeln (Fig. 328, 5, 6), die übrigen bildet der Stengel; bei *S. selaginoides* aber entstehen am Hypokotyl, nachdem es diese 3 Wurzeln gebildet hat, noch weitere Adventivwurzeln. Die drei ersten Wurzeln entstehen bei *S. selaginoides* in besonderen (hier rudimentären) Organen, sogenannten Rhizophoren; was für Organe das eigentlich sind, werden wir später bei den *Heterophyllen* besprechen; die nächsten entstehen endogen im Hypokotyl, aus einer meristematischen Rindenzone. Eine Scheitelzelle hat die Wurzel von *S. selaginoides*, wie wir sahen, nicht, nach den Untersuchungen

Bruchmanns aber ist die Initialgruppe doppelt, eine Gruppe bildet die Wurzelhaube, eine den eigentlichen Körper der Wurzel.

Die kriechenden vegetativen Stengel von *S. selaginoides* sind rein monostel (das Protoxylem liegt aber abnormerweise zentral, das primäre Xylem ist also zentrifugal), und zwar haplostel, die aufrechten in Strobilis endigenden Achsen sind aber siphonostel mit 4—8 Protoxylemgruppen an der Peripherie, das primäre Xylem ist also dort zentripetal. An diese Protoxylemgruppen schließen sich die Blattspuren an.

Die Stengelepidermis entbehrt, wie bei allen *Selaginellen*, der Stomata und ist mit einer deutlichen Cuticula bedeckt.

Die Rinde ist ziemlich kompliziert gebaut. Sie ist in folgende Zonen differenziert:

1) Hypodermis, das Stereom oder mechanisches Gewebe, welches aber bei einer Art, und zwar eben bei *S. selaginoides* fehlt.
2) Die eigentliche Rinde. Diese ist bei *S. selaginoides* normal gebaut und besteht aus langgestreckten Zellen. Bei gewissen *Selaginellen* aber entstehen örtliche Hypertrophien dieser Rinde, wodurch der Stengel gegliedert erscheint. Solche *Selaginellen* werden öfters artikulat genannt, ein ganz geeigneter Name, da die Stengel in den Artikulationen leicht abbrechen.
3) Das trabekuläre Gewebe, ein lockeres, lakunöses, an die Assimilationsfäden in der Mooskapsel erinnerndes Gewebe. Diese Trabeculae schließen also einerseits an die eigentliche Rinde, andererseits an die Endodermis der Stele an.

Was die Bildung der Blätter betrifft, so entspringen die beiden Blätter eines Blattpaares bei jenen Arten, welche mittels einer Scheitelzelle wachsen, etwa gleichzeitig, ungefähr in der Höhe des vierten oder fünften Segmentes.

Dazu wölben sich zwei einander gegenüberliegende Zonen von Zellen nach außen (Fig. 330, 2), und diese Zellen teilen sich durch eine schiefe Wand, so daß an den Scheitel einer jeden Zellreihe eine Scheitelzelle zu liegen kommt. Das Wachstum geschieht also mittels eines Randes von Scheitelzellen.

Bei *S. selaginoides*, welche im Stengel keine Scheitelzelle hat, entstehen die Blätter ebenfalls durch Hervorwölbung von Oberflächenzellen in der Nähe des Vegetationspunktes. Mittels peri- und antikliner Wände wachsen diese schneller als die übrigen Zellen, und es entsteht ein fächerförmiger Zellkörper. Das Wachstum geschieht also mittels interkalarer Teilungen.

Die Blätter sind bei allen *Selaginellen* verhältnismäßig klein und einfach, stets einnervig und stets im Besitze einer Ligula. Sie sind in Rhizomschuppen, Laubblätter und Sporophylle gesondert.

Die Blattstellung ist sehr verschieden. Beim Subgenus *Homoeophyllum* sind die Sprosse radiär, und die Blätter stehen alternierend bis in $^{3}/_{8}$- und $^{3}/_{15}$-Stellung. oder gekreuzt.

Bei unserer *S. selaginoides* ist die Blattstellung höchst unregelmäßig: dekussierte, spiralige und wirtelige Stellungen kommen vor.

Beim Subgenus *Heterophyllum* ist die Blattstellung in den unteren Teilen gekreuzt, isophyll, auch in den oberen Teilen ist die Blattstellung gekreuzt, aber die Blätter sind heteromorph und zwar 2 Reihen größerer Blätter auf der dorsalen, dem Lichte zugewendeten Seite und 2 Reihen

kleinerer Blätter auf der ventralen Seite, oder sie sind mehr oder weniger lateral verschoben (Fig. 337, 2). Erstere heißen Ober-, letztere Unter- oder Seitenblätter.

Eine eigentümliche Blattstellung kommt bei den besonders von STRASBURGER (Bot. Ztg. 1873, S. 105) untersuchten sogenannten Bulbillen von *Selaginella pentagona* vor; diese besitzen nämlich homomorphe Blätter (Isophyllie), welche in 6 Längszeilen stehen, also in einer Blattstellung, welche sonst bei keiner *Selaginella* vorkommt. Es hat sich später aber herausgestellt, daß die untersuchten Organe nicht Bulbillen, sondern von einer Diptere verursachte Gallen sind.

Wir sehen also, wie durch einen äußeren Reiz eine Blattstellung auftreten kann, welche dem Genus ganz fremd ist. Die Blätter von

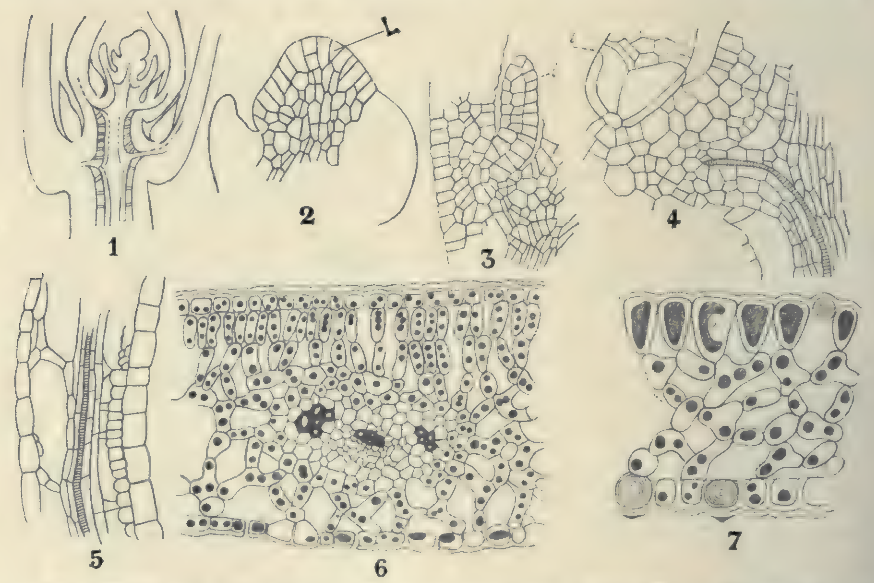


Fig. 330. 1—5 Selaginella Kraussiana, nach CAMPBELL. 1 Längsschnitt der Stengelspitze. 2 Ebenso des oberen Teiles, die Scheitelzelle L zeigend. 3, 4 Längsschnitt der Basis älterer Blätter, die Ligula l zeigend. 5 Längsschnitt des Blattes. 6 Medianes Stück eines Querschnittes eines Astblattes von S. Lyallii, nach GIBSON. 7 Seitliches Stück aus einem Querschnitt eines Seitenblattes von S. suberosa SPRING, nach GIBSON.

Homoeophyllum sind stets symmetrisch, die von *Heterophyllum* oft asymmetrisch und sichelförmig. Auch kommen beim letzteren geöhrte Blätter vor, mit mehr oder weniger hyalinen Auriculae. Auch können die Oehrchen grün und verwachsen sein, wodurch das Blatt schildförmig angewachsen erscheint. Auch kann der Blattrand gefranst sein.

Die Blattanatomie ist aus den Figg. 330, 5—7 und 331, 8—11 wohl deutlich; sie wurde eingehend von GIBSON beschrieben, der je nach der Struktur der Epidermis und nach dem Vorhandensein eines homogenen oder heterogenen Mesophylls verschiedene Typen unterscheidet. Die Ligula ist bei verschiedenen Arten in sehr verschiedenem Grade entwickelt; wir können an ihr stets einen mehr oder weniger in das Blatt eingesunkenen Fuß oder ein Glossopodium und einen hervorragenderen plattenförmigen Teil unterscheiden.

Die Chloroplasten der *Selaginellen* fallen durch ihre Größe und ihre damit Hand in Hand gehende geringe Zahl in jeder Zelle auf.

HABERLANDT (1887, Die Chlorophyllkörper der Selaginelleae, Flora, Bd. 71, S. 291) fand in jeder der noch meristematischen Zellen der Stengelspitze nur einen einzigen Chloroplasten. Dieser bleibt bei *S. Martensii* auch in den Mesophyllzellen ungeteilt, bei *S. Kraussiana* teilen sie sich dort einmal, bei anderen gibt es viel mehr Teilungen. In der Rinde kann man deutlich sehen, daß die scheinbar isolierten Chloroplasten zusammenhängen und durch Teilung aus einem einzigen hervorgegangen sind. Der Kern liegt immer dem Chloroplasten angedrückt. Wir haben hier in den großen Chloroplasten wieder einen algenartigen Charakter, der z. B. an *Coleochaete* erinnert.

Die Entwickelung des Sporangiums ähnelt der von *Lycopodium.*

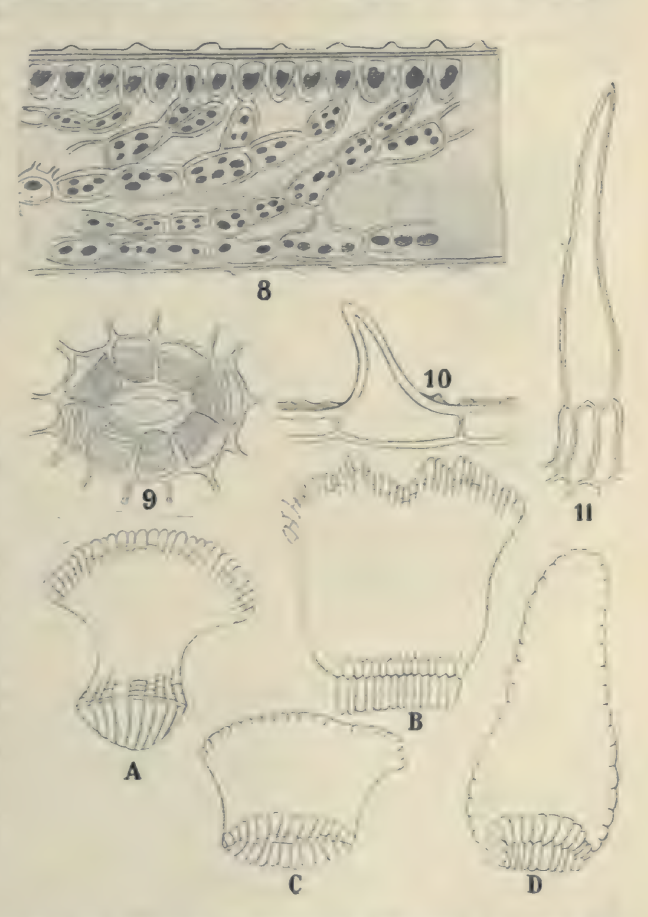


Fig. 331. 8 Teil eines seitlich vom Gefäßbündel geführten Längsschnittes eines Seitenblattes von S. helvetica (L.) LK. 9 Spaltöffnung von S. producta BAKER, bei welcher die umgebenden Zellen starke Verdickungen zeigen. 10 Marginales Haarzähnchen eines Blattes von S. serpens (DESV.) SPRING. 11 Vielzelliges Haar des basalen Ohrlappens des Unterblattes von S. sulcata (DESV.) SPRING. A—D Ligulae von verschiedenen Selaginellen. A S. Martensii. B S. grandis. C S. erythropus. D S. Vogelii.

Der Stiel wird genau in derselben Weise gebildet, auch ist hier das Archespor nicht, wie GÖBEL ursprünglich meinte, anfänglich einzellig, sondern aus einer Reihe von Zellen gebildet.

Die Ursprungsstelle der Sporangien ist aber eigentümlich, da sie in der Achsel des Blattes stehen, d. h. also nach der Auffassung GÖBELS stammbürtig sind.

Er sagt auf S. 655 seiner Organographie:

„Man kann hypothetisch den blattbürtigen Ursprung der Sporangien dadurch retten, daß man entweder eine ‚Verschiebung‘ konstruiert, oder im Zusammenhang mit der verhältnismäßig frühen Anlage der Sporangien

annimmt, die Zellschichten, aus denen letztere entstehen, würden eigentlich in die Blattbildung mit hineinbezogen sein, wenn nicht die Sporangienbildung eingetreten wäre, eine Anschauung, die so lange eine bloße Vermutung bleiben wird, bis es gelingt nachzuweisen, daß die Anlagen der sterilen Blätter von *Selaginella* tatsächlich sich allmählich nach oben hin ausdehnen.“

Bower sagt darüber l. c. S. 315:

„It is usually described as arising from the surface of the axis: in some species it does so (*S. Martensii*) but in others it is seated more nearly upon the surface of the leaf; in fact its position may vary in different species, though the numerical relation of one to each leaf is strictly maintained.“

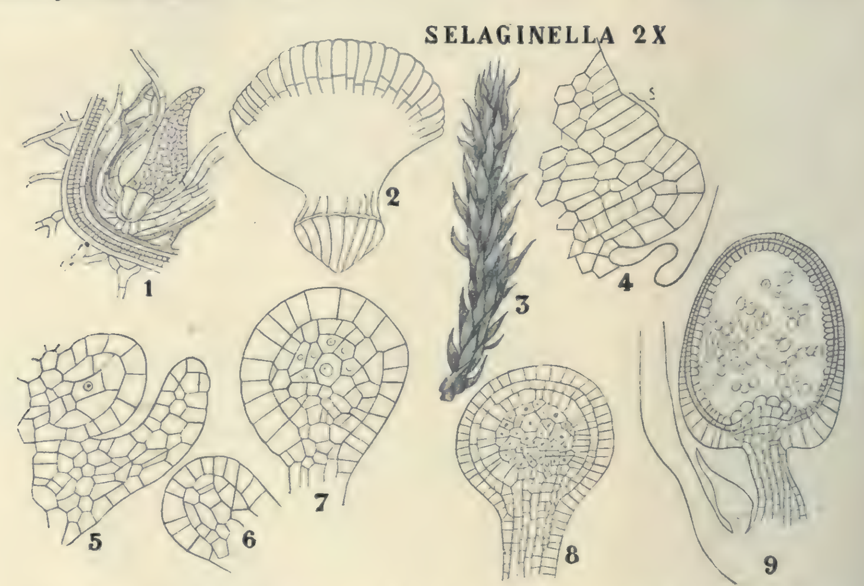


Fig. 332. 1 Medianer Längsschnitt durch die Ligula und Blattbasis von S. oregana D. C. Eaton; hier sind zwei Reihen von Scheiden- und Glossopodiumzellen vorhanden, die Ligula ist in eine Vertiefung der Blattbasis eingesenkt, nach Gibson. 2 Ligula von S. Martensii Spring, befreit von den Scheidenzellen, nach Gibson. 3 Strobilus von S. selaginoides (L.) Link, nach Bruchmann. 4 Längsschnitt durch ein junges Sporophyll mit Sporangiumanlage S, nach Glück. 5—9 Entwickelung des Mikrosporangiums von S. Kraussiana, nach Campbell.

Wenn wir die Homologie von Blatt und Stengel annehmen, verliert die ganze Frage an Interesse, und die variable Stellung ist ganz die, welche man erwarten würde. Miß Benson drückt dies so aus, daß sie sagt, es könne der Sporangiophor, welchen sie als eine ebensogut berechtigte Einheit wie z. B. ein Blatt betrachtet, sowohl auf einem Stengelorgan, wie auf einem Blatte stehen.

Makro- und Mikrosporangien sind in den jüngeren Stadien gleich und zwar bis zur Teilung der Sporenmutterzellen. Bei den Mikrosporangien teilen sich alle Sporenmutterzellen in Mikrosporen (Fig. 332, 6), bei den Makrosporangien teilt sich nur eine Sporenmutterzelle (Fig. 333, 1) und bildet 4 Makrosporen, welche die übrigen Sporenmutterzellen während ihrer Entwickelung verbrauchen.

Die außerordentliche Größe dieser Makrosporen bewirkt, daß das Makrosporangium schließlich vierlappig wird (Fig. 333, 2—4). Bisweilen kann sogar eine Teilung ausfallen, und es werden nur zwei Makrosporen gebildet. Den Bau der Makrosporen haben wir schon kennen gelernt. Die reifen Makrosporen von *S. selaginoides* sind schwefelgelb wie auch die Mikrosporen. Die Wand der reifen Sporangien besteht aus zwei oder drei Zellschichten, innen von einem Tapetum bekleidet, welches aber in reifen Sporangien schon absorbiert ist.

Das Sporangium von *S. umbrosum* öffnet sich nach GÖBEL in der Weise, daß sowohl die Makrosporen wie die Mikrosporen fortgeschleudert werden, und zwar die ersteren viel weiter als die letzteren. Beide Arten von Sporangien öffnen sich, wie Fig. 333, 5—10 zeigen, mittels zwei

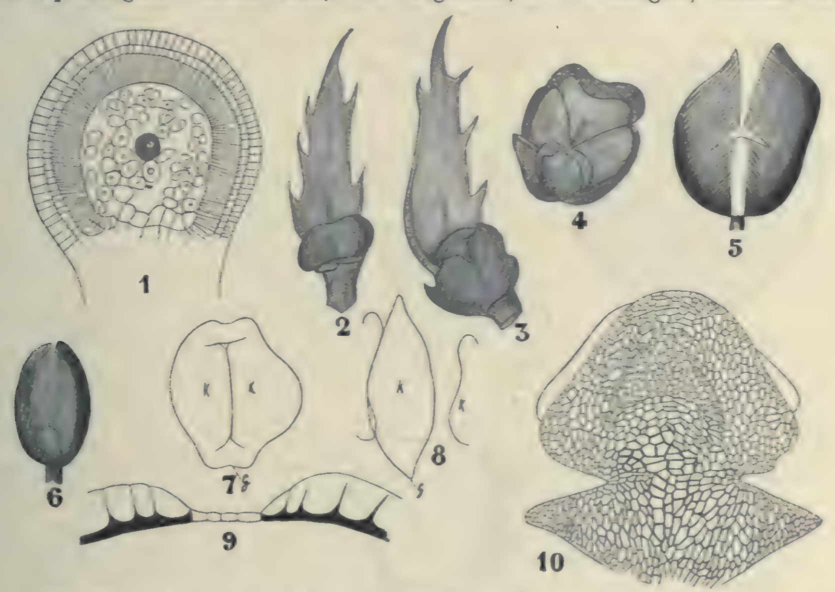


Fig. 333. 1 Längsschnitt durch ein junges Makrosporangium von Selaginella erythropus, nach GÖBEL. Die Makrosporenmutterzellen sind vereinzelt, eine zentral gelegene größere und schraffierte ist die, welche sich teilen wird. 2—4 Selaginella selaginoides, Sporophylle und aufspringende Sporangien, nach BRUCHMANN. 5—8 Selaginella erythropus. 5 Makrosporangium. 6 Mikrosporangium, das weiße Stück in 5 ist die Gelenkstelle, oberhalb derselben zwei seitliche Risse. 7—8 Entleertes Makrosporangium, links befeuchtet, rechts nach dem Austrocknen. KK Die Klappen. G Die Gelenkstelle. 9 Selaginella chrysocaulis, Querschnitt durch die Gelenkstelle (in der Mitte), die innere Wandschicht nicht mitgezeichnet. 10 Flächenansicht eines geöffneten entleerten Makrosporangiums von S. erythropus. 5—10 nach GÖBEL.

Klappen, welche nicht bis zur Basis reichen, sondern ein schüsselförmiges Stück übrig lassen; an der Basis dieser Klappen entstehen zwei laterale Risse (Fig. 333, 5).

An den Makrosporangien finden wir nun in dem schüsselförmigen Stücke eine deutliche Gelenkstelle, aus einem Streifen dünnwandiger Zellen bestehend (Fig. 333, 5). Bei der Oeffnung des Sporangiums spreizen die Klappen in so kräftiger Weise auseinander, daß das Sporophyll nach unten gedrückt wird und die Sporen fortgeschleudert werden. Betrachtet man das Sporangium von oben, so sehen wir, daß das Sporangium dabei seine Form ändert (Fig. 333, 7), und dabei spielt

das untere schüsselförmige Stück eine bedeutende Rolle. Es wird beim Austrocknen schmäler und länger; die konvexen Außenwände versuchen sich zu strecken und sich zu nähern, was durch die dünne Gelenkstelle, welche sich dabei nach außen hervorwölbt, möglich gemacht wird. Da dies plötzlich geschieht, werden die Makrosporen fortgeschleudert.

Im Mikrosporangium ist die Gelenkstelle rudimentär, daher die weniger weite Ausstreuung der Mikrosporen. Wir haben nun die Entwickelung einer sehr einfachen homöophyllen *Selaginella* kennen gelernt. So wie bei den *Lepidodendren* ein Anfang mit Samenbildung gemacht wird, so finden wir diese auch bei den *Selaginellen,* und zwar ebenfalls an zwei verschiedenen Stellen, nämlich einmal bei den *Homoeophyllen* (*S. rupestris*) und einmal bei den *Heterophyllen* (*S. apus*).



Fig. 334. Selaginella apus, nach Miß LYON. 1 Längsschnitt des weiblichen Prothalliums mit einem Archegonium. 2 Längsschnitt des Sporangiums mit drei Makrosporen, welche ihr Prothallium entwickelt haben. 3 Außenansicht des männlichen Prothalliums in der dreiklappig aufgerissenen Mikrospore, die Spermatozoen-Mutterzellen hervorragend. 4, 5 Reife männliche x-Generation, das Endosporium ragt wie ein kurzer Pollenschlauch aus der Mikrospore hervor und enthält eine schleimige homogene Flüssigkeit, welche später mit den Spermatozoen hinausgestoßen wird. 6 S. rupestris, nach Miß LYON. Terminaler Teil des Strobilus, junge Sporophyten zeigend, welche aus den angeheftet gebliebenen Makrosporangien hervorragen.

S. rupestris gehört der Gruppe *Tetragonostachya* des Subgenus *Homoeophyllum* an, sie hat gefranste, in eine Endborste auslaufende Blätter, orangefarbene Makrosporen und kommt im Osten Kanadas und der Vereinigten Staaten vor; es ist ein kriechendes Pflänzchen mit aufsteigenden Zweigen.

Die interessante „Bestäubungsweise" wurde bei ihr und bei *S. apus* von Miß LYON entdeckt, von ihr ist folgendes entliehen.

Bei *S. apus* entwickeln sich auf der 2x-Generation die Mikrosporen und Makrosporen so weit, bis die x-Generationen bereits Geschlechtszellen gebildet haben (Fig. 334, 2). In der Achse stehen nun die Makro-

sporangien unten, die Mikrosporangien oben. Die Makrosporangien öffnen sich schließlich, wodurch die Makrosporen auseinander weichen und im geöffneten Makrosporangium nackt zutage liegen und zwar so orientiert, daß die Stelle, wo das Exospor durch das heranwachsende Prothallium zersprengt wurde, nach oben gekehrt ist und die darunter befindlichen Archegonien freigelegt werden (Fig. 334, 1).

Auch die Mikrosporangien öffnen sich und zwar sehr kräftig, so daß die Mikrosporen zwischen den Sporophyllen hindurch herausgetrieben werden und an den Sporophyllen heruntergleiten, auf die geöffneten Makrosporangien zu liegen kommen und zwar entweder auf deren Ränder oder direkt auf die aufgesprungenen Makrosporen.

Fällt nun ein Regen- oder Tautropfen auf diese aufgesprungenen Makrosporen, so befeuchten sie auch die Mikrosporen. Das in letzteren entstandene, rudimentäre Prothallium ist schon lange zugrunde gegangen, die Spermatozoen haben sich schon entwickelt und liegen frei im Innern der Mikrospore. Deren Wand wird nun durch das Wasser zersprengt (Fig. 334, 4, 5) und die Spermatozoen kommen in den die Makrosporen bedeckenden Wassertropfen zu liegen und erreichen schwimmend die Archegonien. Die Befruchtung findet also ganz auf der 2x-Generation statt. Die gebildete Zygote lebt noch einige Zeit von den im weiblichen Prothallium vorhandenen Nährsubstanzen, dann fällt das Aehrchen ab, und die junge 2x-Generation wächst zwischen den Sporophyllen hindurch nach außen (Fig. 334, 6), bildet dort ein Würzelchen und ist, vermöge ihres Chlorophyllgehaltes, von jetzt an unabhängig.

Während *S. apus* nun in Vergleich zu *Lepidocarpon* auf einem viel niedrigeren Entwickelungsstadium der Samenbildung steht, da ihr das bei *Lepidocarpon* vorhandene Integument fehlt, ist bei *S. rupestris* ein an ein Integument erinnernder Wulst vorhanden. Schon nachdem der Embryo gebildet ist, sinkt nämlich das Sporangium in eine flache Grube hinein, welche von einer polsterförmigen Wucherung des Sporophylls um das Stielchen des Sporangiums herum gebildet wird.

Diese Wucherung umschließt die Ligula und das Sporangium und ist vielleicht mit dem Integument von *Lepidocarpon* homolog.

Wir haben also auch bei *S. rupestris* ein samenartiges Sporangium, das sogar insofern über dem von *Lepidocarpon* steht, als der Embryo sich noch auf der 2x-Generation entwickelt, was bei *Lepidocarpon*, wenigstens soweit wir wissen, nicht der Fall war.

Betrachten wir jetzt einmal das Subgenus

Heterophyllum.

Die Sporophylle stehen hier, wie bei den meisten *Homoeophyllen*, in vier Reihen gekreuzt. (Bei dem ganzen Genus *Selaginella* sind davon nur zwei Ausnahmen bekannt, nämlich *S. selaginoides* und *S. deflexa* mit spiraliger oder wirteliger Sporophyllstellung.)

Wir können nun das Subgenus *Heterophyllum* in folgender Weise einteilen:

I. *Pleiomacrosporangiatae.* In der Aehre mehr als ein, sogar viele Makrosporangien. Strobili an der Basis nicht von einem aus sterilen Blättern gebildeten Kelch umgeben.

A. *Monostelicae.* Mit einem Gefäßbündel im Stengel und isophyllen vierzeiligen, also radiären Strobilis, oder mit anisophyllen platystichen, also dorsiventralen Aehren.

Beispiele:

S. lepidophylla, tetrastiche Aehre, xerophytich.
S. umbrosa „ „ hygrophytisch.
S. helvetica „ „ montan.
S. ciliaris, *S. pallidissima* } platystich, normal dorsiventral.
S. chrysocaulos, invers dorsiventral.
S. Martensii, ebenso; mit Rhizophoren und rein ♂ Aehren.
S. apus, fast vierzeilig, Anfang von Samenbildung.

B. *Pleiostelicae*. Mehrere Gefäßbündel im Stengel, Aehren stets radiär, isophyll, vierzeilig.

Beispiel: *S. inaequalifolia*.

II. *Oligomacrosporangiatae*. Meistens ein Makrosporangium in der Aehre. Aehre an der Basis von einem aus sterilen Blättern gebildeten Kelch umgeben.

A. *Continuae*. Hauptstengel ungegliedert.
 α) *Monostelicae*. Beispiel: *S. scandens*.
 β) *Pleiostelicae*. Beispiele: *S. Lyallii*.
 S. pectinata mit rein ♀ Aehren.

B. *Articulatae*. Hauptstengel gegliedert.
 α) *Monostelicae*. Beispiele: *S. stolonifer*.
 S. subarborescens.
 β) *Pleiostelicae*. Beispiel: *S. articulata*.

Betrachten wir nun einmal die wichtigsten dieser Beispiele.

Selaginella lepidophylla (Fig. 335).

Es ist dies eine sehr stark xerophyte Art aus Kalifornien, Mexiko und Texas, welche dort in regenarmem Gebiete etwas feucht bleibende Stellen bewohnt. Sie bildet rosettenartige Sproßverkettungen und ist, wie die „Rose“ von Jericho, stark hygroskopisch; in den letzten Jahren werden die Pflanzen in Holland ziemlich oft zum Kauf angeboten. Beim Austrocknen rollen sich die wedelartigen, die Rosetten bildenden Sproßsysteme zusammen, bei Aufnahme von etwa 50 Proz. ihres Gewichtes an Wasser öffnen sie sich wieder (vergl. Wojonowic, Inaug.-Diss. Breslau, 1900). Das tun auch die abgestorbenen Exemplare, und darin liegt eben ihr Wert als Handelsartikel. Wir haben es also mit einem rein physikalischen Vorgang zu tun, welcher auf der Hygroskopizität der Zellwände beruht, und zwar nehmen die stark verdickten Zellen des Stereomzylinders an der Dorsalseite des Stengels mehr Wasser auf als die weniger verdickten an der Stengelunterseite, wodurch also die Oberseite sich bei Befeuchtung streckt und die Sproßsysteme ausgebreitet werden.

In Mexiko kann die Pflanze jahrelang ganz aufgerollt in trockner Luft am Leben bleiben. Die große Lebenszähigkeit beruht auf dem vielen Oel, das in fast allen Zellen vorhanden ist und sowohl als Reservesubstanz, wie auch als Schutz gegen Wasserentziehung an den Energiden dient.

In feuchtem Zustande grün, hat die Pflanze in trocknem Zustande eine graugelbe Farbe und erinnert etwas an eine Koralle. Die vierzeiligen Aehren haben gelbe Makrosporen und mennigrote Mikrosporen.

In Gegensatz zu *S. lepidophylla* ist

Selaginella umbrosa (Fig. 336)

aus Südamerika ein Hygrophyt.

Sie wird schon mehr als 50 Jahre in botanischen Gärten kultiviert. Wir haben hier ein kriechendes Rhizom, das radiäre, mit Schuppen bedeckte Ausläufer und aufwärts strebende Assimilatoren bildet. Letztere sind an ihrer Basis nicht verzweigt und bilden einen Stiel, mit radiär gestellten Schuppen, sind aber oberwärts mehrfach fiederig verzweigt und bilden dort ein an ein Farnblatt erinnerndes Sproßsystem. Die Aehren sind vierzeilig oder undeutlich platystich, die Sporophylle aber stets, wenn auch oft sehr undeutlich, heteromorph, da die ventralen

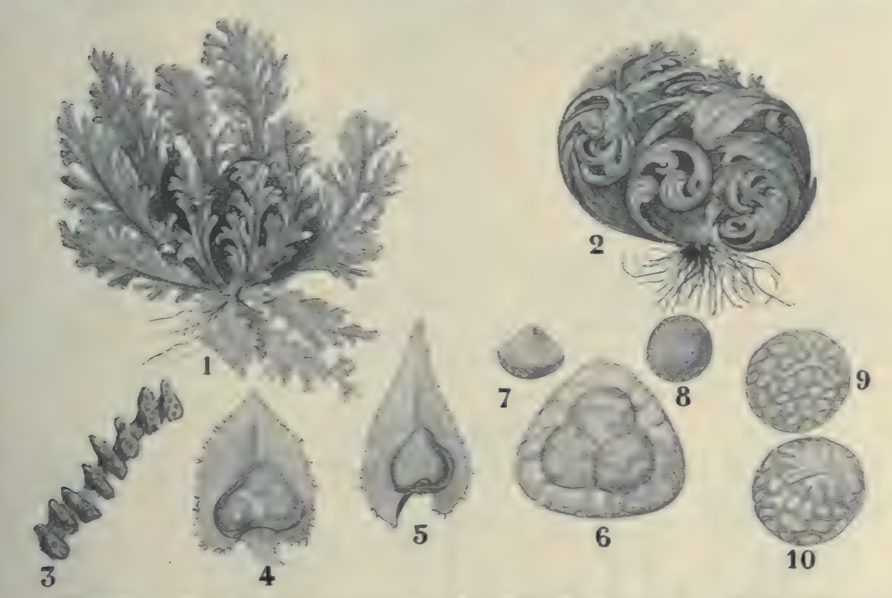


Fig. 335. Selaginella lepidophylla (HOOK.) SPRING. 1 Habitusbild einer Pflanze in feuchtem Zustande, von oben gesehen. 2 In trocknem Zustande, von der Seite gesehen. 3 Stück eines aufsteigenden sympodialen Rhizoms, aus einer älteren Pflanze herauspräpariert. 4 Sporophyll mit Makrosporangium, 5 mit Mikrosporangium. 6 Mikrosporen in der erhalten bleibenden Mutterzellhülle. 7, 8 Mikrosporen aus der Hülle befreit in verschiedenen Lagen. 9, 10 Makrosporen. 3 nach WOJONOWIC, die übrigen nach HIERONYMUS.

chlorophyllarm und symmetrisch, die dorsalen asymmetrisch sind mit einer oberen grüneren und einer unteren blasseren Hälfte. Die Assimilatoren erreichen eine Höhe von $^1/_3$ m, die Makrosporen sind rein weiß, die Mikrosporen orangefarbig.

Selaginella helvetica (Fig. 337)

bildet mit *S. selaginoides* die einzigen in Deutschland vorkommenden Arten.

Es sind kriechende, überall wurzelnde, an der Basis mehr oder weniger dichotom, höher hinauf mehr fiederig verzweigte Pflanzen, welche überall außer in den Aehren dorsiventral sind. Sie können sich ungeschlechtlich in der Weise von *Sphagnum* vermehren, indem sie unten absterben, wodurch die jungen, wurzelnden Sprosse selbständig werden.

Fig. 336. Selaginella umbrosa, nach HIERONYMUS. 1 Habitus. 2 Endzweig mit Strobilus von der Lichtseite. 3 Endverzweigung von der Schattenseite. 4 Sporophyll mit Makrosporangium. 5 Ein solches mit Mikrosporangium. 6 Makrosporen. 7 Mikrosporen.

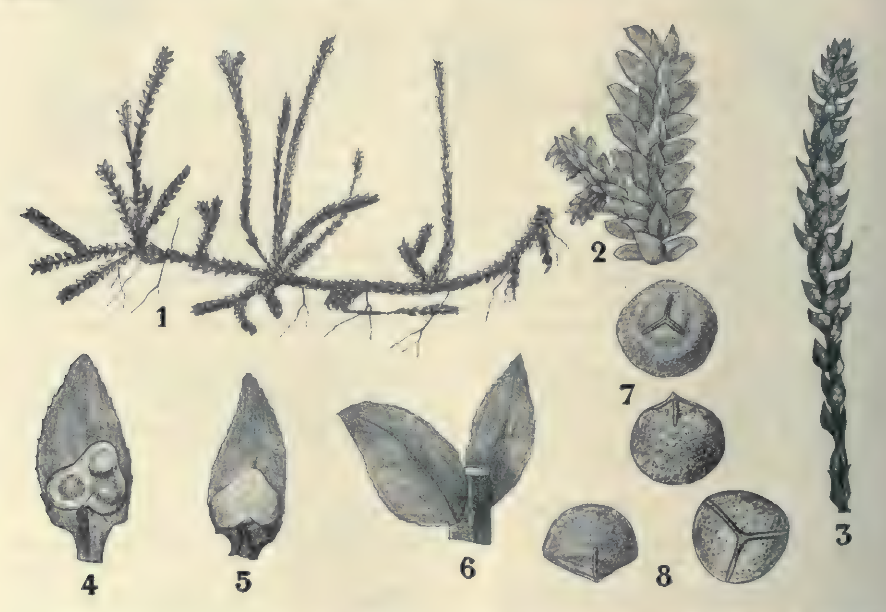


Fig. 337. Selaginella helvetica, nach HIERONYMUS. 1 Habitus. 2 Habitus einer Verzweigung aus dem vegetativen Teile der Pflanze. 3 Strobilus. 4 Sporophyll mit Makrosporangium. 5 Ein solches mit Mikrosporangium. 6 Zweigstück mit Seitenblatt und Mittelblatt, von der Schattenseite gesehen. 7 Makrosporen. 8 Mikrosporen.

Die Makrosporophylle befinden sich unten, die Mikrosporophylle höher hinauf an der Aehre. Die Makrosporen sind schwefelgelb, die Mikrosporen safrangelb.

Die Art kommt in den Bergen Zentral-Europas, von den Pyrenäen bis zum Kaukasus, in Persien, Nord-China und in Japan vor, geht aber nicht so weit nördlich wie *S. selaginoides,* welche die sich den Polen am meisten nähernde *Selaginella*-Art ist.

Selaginella ciliaris und **S. pallidissima,**

erstere aus Ceylon, letztere aus dem Himalaya, gehören mit *S. radicata* aus Vorder- und Hinterindien zur Gruppe der *Radicata,* welche durch die bogenförmigen, kriechenden Stengel charakterisiert sind, die nun an den Stellen, welche mit dem Boden in Berührung kommen, wurzeln.

Ihre Aehren sind von allen übrigen platystichen *Selaginellen* dadurch verschieden, daß sie normal dorsiventral sind, d. h. die Stengeldorsiventralität, welche sich in den kleinen Oberblättern und großen Unterblättern zeigt, setzt sich unverändert in der Aehre fort, es sind also in der Aehre die oberen Sporophylle die kleinsten, während bei allen anderen Platystichen die oberen Sporophylle die größten sind; diese sind, wie GÖBEL dies ausdrückt, invers dorsiventral.



Fig. 338. I. Selaginella chrysocaulos, nach GÖBEL. 1 Strobilus von oben, 2 von unten. 3 Größeres Sporophyll, stärker vergrößert. II. S. suberosa, nach GÖBEL. Querschnitt durch eine Blüte nahe dem Vegetationspunkte, die Flügel der oberen Blätter zeigend. III. S. Martensii, nach GÖBEL. A Sproßstück mit Wurzelträger. B Keimpflanze mit drei Wurzeln, die mittlere die Hauptwurzel, die beiden seitlichen die aus dem Hypokotyl entspringenden Wurzeln. IV. S. cuspidata, nach GÖBEL. Die Sproßspitzen zweier Gabelsprosse wurden abgeschnitten, von den zwei Wurzelträgern hat der eine sich in einen beblätterten Sproß umgebildet.

Selaginella chrysocaulos (Fig. 338, I)

ist ein 1—2 cm hohes, aus aufsteigender Basis aufrechtes Pflänzchen, das fiederig oder doppelt gefiedert verzweigt ist und in Hindostan und Pinang vorkommt. Es hat rötlich-weiße Makrosporen und eine invers

dorsiventrale Aehre. Die dorsalen Sporophylle sind also die größten, diese bilden ein schützendes Dach über der ganzen Infloreszenz und sind überdies günstig für die Photosynthese gestellt. Außerdem haben sie noch den die photosynthesierende Oberfläche vergrößernden Dorsalflügel, wodurch das Sporophyll einem *Fissidens*-Blatte ähnlich sieht.

Die Ursache der inversen Dorsiventralität muß in der Fruktifikation liegen, denn GÖBEL sah in Java an der ebenfalls invers dorsiventralen Aehre von *S. Belangeri*, daß in den Fällen, wo diese negativ weiter wachsen, die normale Dorsiventralität sich wieder einstellte.

Bei *S. suberosa* (Fig. 338, II) konnte GÖBEL dies experimentell bewirken. Auch die vierzeilige Isophyllie der radiären Aehren, welche auf dorsiventralen Arten gebildet werden, muß die Fruktifikation zur Ursache haben, denn wenn solche Aehren gesteckt werden, wachsen sie, wie GÖBEL zeigte, an der Spitze dorsiventral negativ weiter.

Wir sehen also, daß bei den *Selaginellen* mit platystichen Aehren die inverse Dorsiventralität am häufigsten ist; sie ist denn auch die zweckmäßigste. Die primitivsten Aehren sind sicher die radiären, wie solche bei den isophyllen Arten vorkommen, und auch noch bei vielen Arten, welche schon unter der Einwirkung des Lichtes dorsiventral geworden sind. Bei einer Anzahl von Arten hat sich diese Dorsiventralität bis in die Aehren erstreckt, aber der Versuch, dies in normaler Weise fortzusetzen, wie GÖBEL dies ausdrückt, gelang nur bei der *Radiata*-Gruppe und ist alsbald aufgegeben und von inverser Dorsiventralität ersetzt worden.

Selaginella Martensii (Fig. 338, III)

ist eine aus Mexiko eingeführte, schon mehr als ein halbes Jahrhundert in unseren Gewächshäusern kultivierte Art, bei welcher bisweilen rein männliche Aehren vorkommen, d. h. also Aehren mit nur Mikrosporophyllen. Aber nicht dieser Eigentümlichkeit wegen will ich sie hier besprechen, sondern weil sie ein gutes Beispiel einer Art mit ordentlichen Rhizophoren ist.

Gut entwickelte Rhizophoren kommen nur bei plagiotrop dorsiventralen Arten vor. Sie entstehen bei *S. Martensii* an den ziemlich weit über den Boden erhobenen Hauptzweigen und gestatten diesen also, Wurzeln in den Boden hineinzusenden.

Die Rhizophoren der *Selaginellen* sind ganz blattlos und entstehen meistens in Paaren, eins über und eins unter der Dichotomie. Sie entstehen exogen, können sich dichotom verzweigen und bilden in der Nähe der Spitze endogen eine oder mehrere Wurzeln.

PFEFFER wies nach, daß sie sich zu beblätterten Sprossen entwickeln können. GÖBEL veranlaßte *S. cuspidata* (Fig. 338, IV) dazu, indem er die Rhizophoren tragenden Zweige oberhalb der Gabel abschnitt und sie dann steckte.

Was sind nun diese Rhizophoren? Man kann sie betrachten:

1) als blattlose Sprosse,
2) als haubenlose Wurzeln,
3) als Organe sui generis.

Letzteres ist nun das wahrscheinlichste. Bis 1897 meinte man, daß den radiären *Selaginellen* Rhizophoren völlig fehlten, aber BRUCHMANN wies nach, daß bei *S. spinulosa* nicht, wie man glaubte, die Wurzeln unmittelbar am Stengel entstehen, sondern daß sich zunächst exogen ein Höcker, ein rudimentärer Rhizophor bildet, in welchem dann endogen die Wurzel entsteht. Hier ist es also das Hypokotyl, das den Rhizo-

phor bildet. Das ist nun vermutlich der primitive Zustand, und die langen Rhizophoren sind nichts als derartige Gewebewucherungen, also Organe sui generis, welche aber bei anderen *Selaginellen* nicht auf das Hypokotyl beschränkt sind, sondern überall am Stengel gebildet werden können.

BOWER vergleicht die Rhizophoren mit der stigmariaartigen Basis von *Pleuromeia* oder mit den Stigmarien von *Lepidodendron*, und das mag wohl richtig sein.

Selaginella apus

ist ein kleines, bis $1\frac{1}{2}$ cm langes, halb kriechendes Pflänzchen, das meistens nur einfach fiederig verzweigt ist und Aehren von 1 cm Länge und 3 mm Breite hervorbringt; es ist in Nordamerika von Kanada bis Texas verbreitet und, wie wir sahen, interessant durch einen Anfang von Samenbildung.



Fig. 339. Selaginella scandens, nach HIERONYMUS. 1 Habitus. 2 Strobilus. 3 Sporophyll mit geöffnetem Makrosporangium. 4 Seitenblatt. 5, 6 Sporophylle mit Mikrosporangien. 7 Makrospore. 8 Mikrospore. 9 Mittelblatt.

Selaginella inaequalifolia (HOOK. et GREV.) SPRING,

welche in Ostindien und auf Java vorkommt, hat 3 Stelen. Es ist eine bogenförmig kriechende Art mit aufsteigenden Assimilatoren; die in unseren Gewächshäusern unter jenem Namen kultivierte Art ist aber meistens *S. Guichenotii* (= *S. caudata* var. *Guichenotii*) aus Timor, Amboina, den Banda-Inseln und Java, welche ihr habituell gleicht. Die beiden Arten sind aber leicht zu unterscheiden, da bei der echten *S. inaequalifolia* die Mittelblätter keinen hyalinen Rand haben, während sie bei *S. Guichenotii* deutlich hyalin gesäumt sind, sowie durch die Makrosporen, welche bei *S. inaequalifolia* gelblich mit weißlichen, kegelförmigen Erhabenheiten sind, bei *S. Guichenotii* aber dunkelbraun, etwas weiß bereift mit runzeligen und bisweilen etwas netzartig verbundenen Erhabenheiten.

Selaginella scandens (Fig. 339)

ist eine Art mit kriechenden Stengeln, deren Sprosse oft sehr hoch in das Gehölz als Spreizklimmer hinaufklettern.

Sie ist im tropischen Afrika von Liberia bis zu Gabun verbreitet und schon seit etwa 40 Jahren in unseren Gewächshäusern in Kultur; sie bildet bis 4 cm lange Aehren.

Selaginella Lyallii (Fig. 340)

stammt aus Madagaskar und wird in Kultur im Gewächshaus, wo sie seit 50 Jahren eingeführt ist, bis zu einem halben Meter hoch. Im Gegensatz zur monostelen *S. scandens* ist sie pleiostel. Sie bildet 1—3 Makrosporangien pro Aehre.

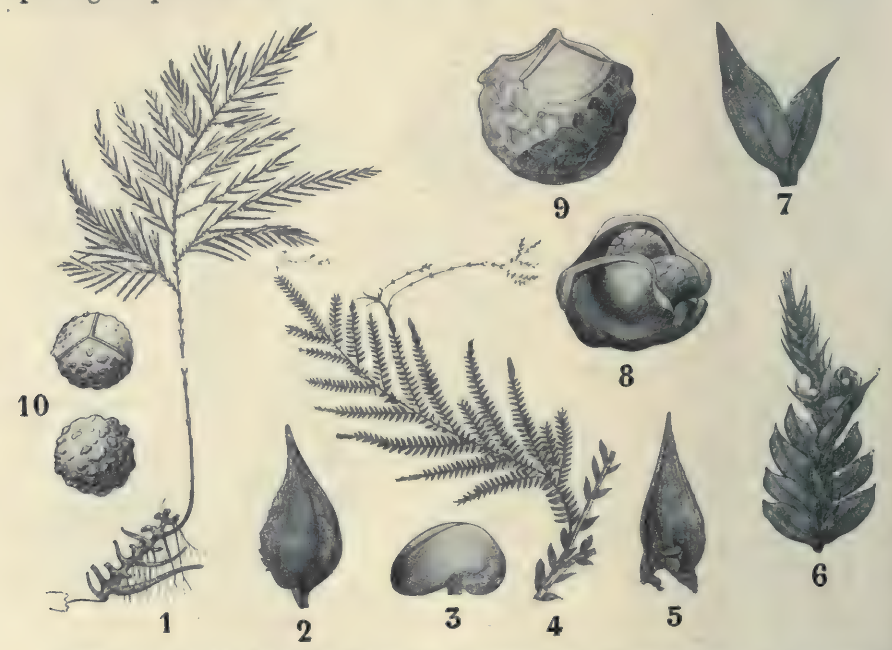


Fig. 340. Selaginella Lyallii SPRING, nach HIERONYMUS. 1 Habitusbild. 4 Habitusbild eines unteren Seitenzweiges zweiter Ordnung, die Spitze und eine Strobilusachse haben sich in neue junge Pflanzen umgebildet. 2 Sporophyll, in dessen Achsel sich ein Makrosporangium befand, von innen gesehen. 3 Mikrosporangium. 5 Das zugehörige Sporophyll, von innen gesehen. 6 Strobilus. 7 Zweigstück mit einem Seitenblatt und einem Mittelblatt, von der Schattenseite gesehen. 8 Geöffnetes Makrosporangium. 9 Makrospore. 10 Mikrosporen.

Selaginella pectinata,

von Madagaskar, ist der vorigen nahe verwandt, aber interessant dadurch, daß die Zahl der Makrosporophylle sich so sehr vermehren kann, daß die Aehre schließlich rein weiblich ist.

Selaginella stolonifera,

aus Kuba, Portorico und Santo Domingo, ist artikulat und interessant, weil die Mittelblätter mit ungeteiltem Oehrchen schildförmig angeheftet sind.

Selaginella subarborescens,

aus Brasilien, ist eine sehr ansehnliche Art mit fächerförmig ausgebreitetem Sproßsystem, von welchem die letzten Zweige sehr lang und breit sind und an der verschmälerten Spitze mehrere vereinte Aehren tragen.

Selaginella articulata

ist eine peruanische Art, mit schönen großen Blättern und 3 Stelen im Stengel, welche dadurch von den meisten *Pleistostelicae* abweicht, denn diese haben nur zwei lateral verlaufende Stelen.

Stellen wir uns nun die Frage, von welcher Gruppe die *Selaginellen* abzuleiten sind, so scheint es mir, daß wir sie nicht von den aligulaten *Lycopodien* ableiten dürfen, sondern daß sie einen Zweig desselben Stammes bilden, von dem die *Lepidodendraceae*, *Sigillariaceae* etc. sich abgezweigt haben.

Einunddreissigste Vorlesung.

Die Biciliaten.

II. Die Psilotales.

Diese stimmen in vielen Hinsichten mit den *Lycopodiales* überein, in anderen aber mit den *Sphenophyllales*, welche letztere aber wohl näher mit den *Equisetales* und also mit den polyciliaten *Filicineen* verwandt sind.

So lange wir aber die Spermatozoen der *Psilotales* nicht kennen, von welchen ich vermute, daß sie biciliat sein werden, bleibt die Sache zweifelhaft.

Wir kennen unter den *Psilotales* zwei ziemlich verschiedene Genera, *Tmesipteris* und *Psilotum*, welche vielleicht den Typus je einer eigenen Familie bilden, die wir aber hier zusammen behandeln wollen.

Tmesipteris.

Das Genus ist auf Ostasien und Australien beschränkt. Meistens vereint man die ziemlich verschiedenen Formen zur einen Art: *Tm. tannensis* BERNH.; aus anatomischen Gründen unterscheidet aber DANGEARD 5 Arten.

Der Artname ist von der Insel Tanna, einer der neuen Hebriden, abgeleitet. Bis jetzt wurde die Pflanze in Süd- und Ostaustralien, auf Tasmanien, Neuseeland, Norfolk, Neu-Kaledonien, auf einigen polynesischen Inseln, z. B. auf Samoa, und auf der Insel Mindanao der Philippinen gefunden.

Sie ist ein Bewohner der Gebirgswälder, wo sie auf Farnstämmen, selten am Boden wächst.

Letzterer Umstand spricht gegen BERTRANDS Auffassung, daß *Tmesipteris* ein Parasit sein soll; sie ist wohl bloß epiphytisch. Seit einigen Jahren leben einige Exemplare in Kew (Fig. 341, 1) noch auf dem Baumfarnstamme, auf dem sie importiert wurden, welche eigentlich aber nur ihr Dasein fristen, ohne viel Wachstum zu zeigen; sie werden dort sehr feucht im Hymenophyllaceenhaus kultiviert.

Meistens besteht der oberirdische Teil der Pflanze aus einem hängenden, unverzweigten Stengel, welcher bis 30 cm lang werden kann, dicht beblättert ist und dessen Blätter bis 3 cm lang und 1 cm breit werden können. Es kommen aber auch aufrecht wachsende, gedrungere Exemplare vor, während auch Gabelung angetroffen worden ist.

Am unteren Teil des oberirdischen Stengels treffen wir Blattschuppen und Narben abgefallener Blätter an; der Stengel ist hier rinnenförmig oder fast kantig und bräunlich gefärbt. Die Blätter stehen sehr unregelmäßig um den ganzen Stamm herum, sind lang-elliptisch und stachelspitzig. Die Blattbasis ist meistens etwas verschmälert und setzt sich in eine am Stengel hinablaufende Leiste fort.

Die Blattlamina steht stets senkrecht, in der Weise eines *Eucalyptus*-Blattes.

Die Blätter sind dunkelgrün, fast lederartig derb und besitzen nichts als eine sehr deutliche Mittelrippe. Der Spitze des Stengels mehr genähert finden wir fertile blattartige Organe, entweder zwischen den Laubblättern zerstreut oder in gesonderten Zonen.

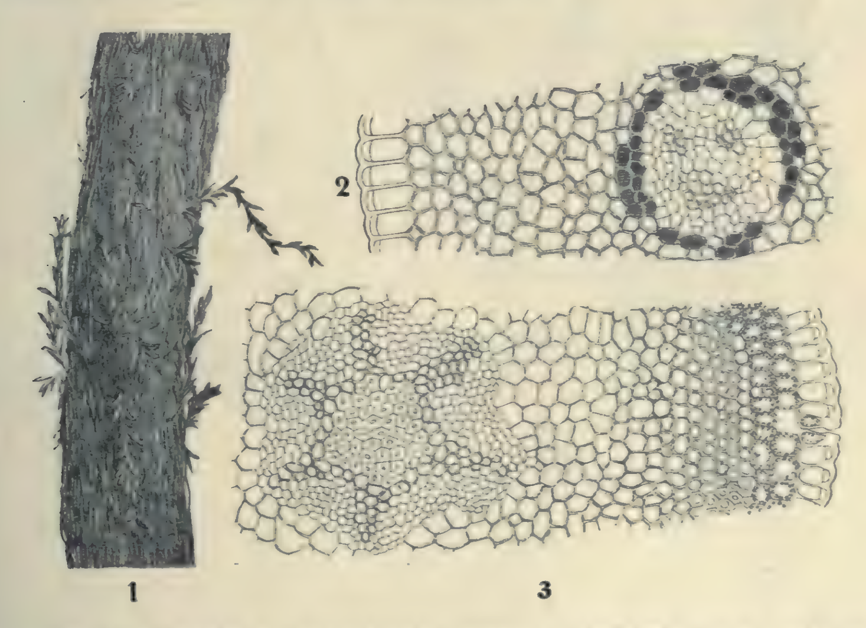


Fig. 341. Tmesipteris tannensis BERNH. 1 Habitusbild, Original nach einem in Kew kultivierten Exemplar. 2 Querschnitt eines älteren Sprosses. 3 Querschnitt eines jüngeren Stengels von Psilotum triquetrum.

Echte Aehrenbildung findet nicht statt, die Pflanze steht in dieser Hinsicht auf der Höhe von *Lycopodium selago*.

Wurzeln besitzt *Tmesipteris* nicht; an ihrer Stelle ist ein Rhizom vorhanden, das bei epiphytischen Exemplaren zwischen den die Baumfarne bekleidenden Luftwurzelgeflechten wächst, bei terrestrischen unterirdisch verläuft. Es besteht aus einer parallel an der Oberfläche kriechenden Hauptachse, deren Seitenzweige positiv heliotropisch sind und sich zu beblätterten Zweigen entwickeln können. Außer in der unmittelbaren Nähe der Vegetationspunkte ist das Rhizom mit einem dichten Filz langer, brauner bis fast schwarzer Wurzelhaare bedeckt. Von Blättern ist keine Spur vorhanden. Anatomisch ist das Rhizom einfacher gebaut als der Stengel; es besteht aus einer gewöhnlichen Haplostele und außerdem meistens nur aus einer sehr kleinen Tracheidengruppe. Um das

Phloem herum finden wir oft eine mehrschichtige Stärkescheide. Die inneren Rindenschichten bestehen aus Zellen mit dunkelbraunem Inhalt, darauf folgt eine Zone von Mycorrhiza führenden Zellen, während die äußeren Schichten meistens wieder mycorrhizafrei sind; in der Epidermis und in den Wurzelhaaren fehlt der Pilz völlig. Nach DANGEARD soll die Mycorrhiza nicht aus einer, sondern aus zwei Pilzarten bestehen. Der Besitz dieser Mycorrhiza deutet auf eine saprophytische Lebensweise hin, und wahrscheinlich ist *Tmesipteris* auch ein Halbsaprophyt.

Interessant sind die sporangientragenden Organe. Sie bestehen bei *Tmesipteris* aus einem Stielchen, das zwei Blattlamina trägt, und einem mehrfächerigen Sporangium, das aber wohl als ein durch kongenitale

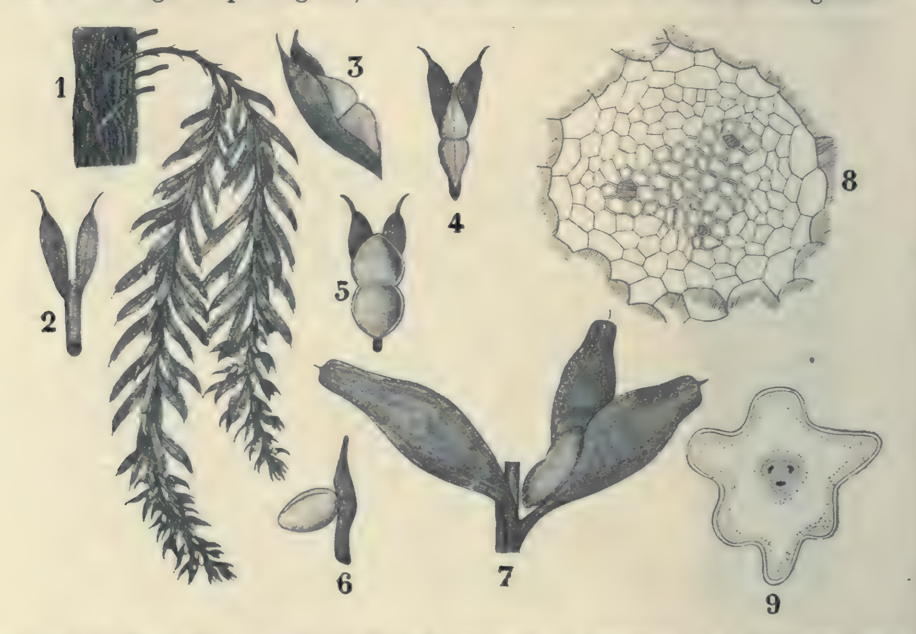


Fig. 342. Tmesipteris tannensis BERNARD. 1 Habitusbild. 2 „Sporophyll" von der Unterseite, 3 von der Seite, 4, 5 von oben gesehen. 1—5 nach PRITZEL. 6 Einfaches „Sporophyll" mit einem Sporangium. 7 Sproßstück, an welchem ein steriles Blatt und ein fertiles „Sporophyll" sitzen, bei ersterem tritt die Vertikalstellung deutlich hervor. 6, 7 nach GÖBEL. 8 Querschnitt des Rhizoms, nach DANGEARD. 9 Querschnitt des Stengels, nach CAMPBELL.

Verwachsung dicht genäherter Sporangien entstandenes Synangium zu betrachten ist.

Dafür spricht der Umstand, daß in den Fällen, wo das sporangientragende Organ nicht zwei, sondern nur eine Blattlamina trägt, auch das Sporangium einfächerig ist.

Vor kurzem (1. Januar 1908) ist nun ein Artikel von Miß SYKES: „The Anatomy and Morphology of Tmesipteris" erschienen, der sehr wichtige Mitteilungen enthält, und aus welchem wir folgendes entleihen wollen.

Bevor wir dazu übergehen, ist es aber nötig, kurz einiges über den Bau des Gefäßbündels zu wiederholen oder eingehender zu besprechen, als bisher geschah.

Wir wissen, daß man, bevor noch Differenzierung darin eintritt, den Gewebsstrang, welcher zum Gefäßbündel werden wird, im allgemeinen vom umgebenden Parenchym durch seine engeren und langgestreckten Elemente unterscheiden kann. Dieser Gewebsstrang wird Initialstrang oder Procambiumstrang genannt.

In diesem Procambiumstrang differenzieren sich nun alsbald das Xylem und das Phloem, und wir haben dann das primäre Gefäßbündel.

Wir wollen uns nun weiter auf die Details des Xylems beschränken.

Russow hat nun die ersten Elemente, welche im Xylem entstehen, Protoxylem genannt. Da natürlich die zuerst gebildeten, also in den jüngsten Teilen des Procambiumstranges vorhandenen Elemente am meisten den Zugkräften unterworfen sind, da eben diese jüngsten Teile beim Längenwachstum des Organs sich am meisten strecken, müssen die Protoxylemelemente so gebaut sein, daß sie sich etwas in die Länge dehnen können. Das können nun spiralförmig oder ringförmig verdickte Wände am besten, und daher finden wir im Protoxylem Spiral- und Ringgefäße, resp. -tracheiden oder, um einen Kollektivnamen zu verwenden, Spiral- und Ringtracheen.

Man kann also auch später noch das Protoxylem an diesen spiraligen oder ringförmigen Wandverdickungen seiner Elemente erkennen.

Die später im primären Xylem gebildeten Elemente nennt man jetzt ziemlich allgemein Metaxylem. Ursprünglich aber wurde dieser Ausdruck von v. Tieghem nur für die sich zentrifugal entwickelnden Xylembündel gebraucht, welche bei einer Anzahl von Pflanzen in der Wurzel innerhalb des sich normal zentripetal entwickelnden Xylems gefunden werden.

Einige gehen noch weiter, sie beschränken den Namen Xylem auf den Tracheidenteil des primären Xylems und unterscheiden im letzteren also auch noch primäres Holzparenchym.

Wir wollen vorläufig davon Abstand nehmen und unterscheiden in einem Gefäßbündel, bevor Dickenwachstum eingetreten ist, primäres Xylem und Phloem, nachher daneben noch sekundäres Xylem und Phloem, während wir im primären Xylem Protoxylem und Metaxylem unterscheiden.

Dabei können wir nun folgende Fälle unterscheiden:

I. Das Protoxylem liegt an der Innen-, das Metaxylem an der Außenseite; letzteres ist also zentrifugal entstanden. Wir haben dann ein endarches Bündel.

II. Das Protoxylem liegt zentral, ist also nach außen von zentrifugal, nach innen von zentripetal entstandenem Metaxylem begrenzt, wir haben dann ein mesarches Bündel.

III. Das Protoxylem liegt an der Außenseite; das Metaxylem ist also zentripetal entstanden. Wir haben dann ein exarches Bündel.

Selbstverständlich kann nun sowohl ein endarches wie ein exarches Bündel durch Metaxylembildung an der Außen- resp. an der Innenseite mesarch werden.

Gehen wir jetzt zur Besprechung von Miß Sykes Artikel über *Tmesipteris* über und fangen wir mit der

Anatomie des Rhizoms

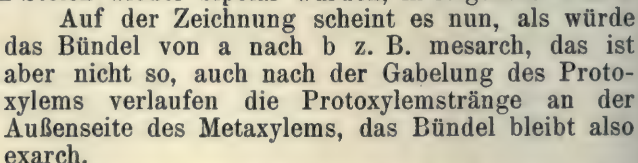
an. Das Rhizom wächst in gewöhnlicher Weise mittels einer Scheitelzelle. In der Nähe des Scheitels finden wir nun von außen nach innen schon folgende Struktur:

1) Eine dünnwandige Epidermis mit Rhizoiden.
2) 7—12 Rindenschichten, in denen oft drei Zonen unterschieden werden können, von welchen die mittlere die Mycorrhiza, die beiden anderen Stärke enthalten.
3) Die Endodermis mit den für dieses Gewebe charakteristischen Verdickungen auf den radialen Wänden.
4) Eine Haplostele an der Außenseite mit 4 oder 5 Schichten verlängerter Zellen, welche keine Differenzierung in Pericykel und Phloem zeigen, und im Zentrum 2—5 Tracheiden, von denen keine deutlich protoxylemartig ist; sie sind nämlich alle leiterförmig.

Auf diesem Stadium sind im Phloem noch keine Fasern vorhanden, und seine Elemente sind noch sämtlich unverholzt. Alle Phloemelemente sind verlängert, haben zugespitzte Enden und Tüpfel auf den lateralen Wänden.

Betrachten wir nun die Stele in etwas weiterer Entfernung von der Spitze. Wir sehen dann, daß sie durch Metaxylembildung sehr verändert und durch Differenzierung von zwei peripheren Protoxylemgruppen bipolar geworden ist. Sie bietet also auf dem Querschnitt folgendes Bild: . Bisweilen sind auf diesem Stadium schon im Phloem Fasern aufgetreten.

Das Rhizom verzweigt sich meistens in seinem mittleren Teile, d. h. auf halbem Wege zwischen Basis und Spitze, monopodial; einmal aber wurde ein Fall von Dichotomie konstatiert. In diesem Falle teilte sich die Stele eben vor der Gabelung in zwei gleiche Teile, von denen ein jeder eine Protoxylemgruppe erhielt. Letztere aber teilte sich wieder, wodurch auch die neuen Stelen wieder bipolar wurden, in folgender Weise:



Auf der Zeichnung scheint es nun, als würde das Bündel von a nach b z. B. mesarch, das ist aber nicht so, auch nach der Gabelung des Protoxylems verlaufen die Protoxylemstränge an der Außenseite des Metaxylems, das Bündel bleibt also exarch.

Meistens aber teilt sich bei der Bildung eines Zweiges nur eine der beiden Protoxylemgruppen der Hauptachse zur Bildung der Zweigstele, während die andere unverändert bleibt.

Sehen wir also einmal, wie der Uebergang vom Rhizom zum Stengel stattfindet.

Der Uebergang vom Rhizom zum Stengel.

Wenn man sich der Uebergangszone nähert, nimmt die Quantität der Stärke in der Rinde ab, und es verschwinden Pilz und Rhizoide.

Während des Ueberganges ändert sich die Stele in folgender Weise. Zunächst erscheint eine, dann treten verschiedene unverholzte Zellen im Zentrum des Metaxylems auf, so daß ein dünnes Mark gebildet wird, in nachstehender Weise: . Darauf beginnt dieses Mark, dessen Elemente viel Aehnlichkeit mit denen des Phloems zeigen, mit diesem Phloem zu kommunizieren, wodurch das Xylem an der einen Seite gespalten wird, während sich inzwischen eine oder beide Protoxylemgruppen gabeln, also: . Das Bündel bleibt also bipolar; ein triarches Stadium, wie dies BOODLE für *Psilotum* beschreibt, tritt nicht auf.

Alsbald spaltet sich das Metaxylem ganz, und wir haben nun folgendes Bild: . Diese beiden Zweige können sich später wieder vereinigen, in welchem Falle eine halbmond- oder ringförmige Xylemmasse entsteht: die eine große Menge dünnwandigen Gewebes umschließt und an eine reduzierte, ektophloische Siphonostele erinnert. Inzwischen ist das Bündel, wie die letzte Figur zeigt, durch Metaxylembildung an der Außenseite mesarch geworden. Auf diesem Stadium nimmt die Zahl der Tracheiden sehr zu, und bisweilen erinnert eine Tracheidengruppe durch ihre radiäre Stellung an sekundäres Dickenwachstum, wahrscheinlich aber ist dies nur die Folge lang anhaltenden primären Wachstums des Bündels, wodurch dieses mesarch wird. Bald werden Mark und Phloem, und zwar simultan, kollenchymatisch.

Der Stengel.

Nach und nach werden fünf Protoxylemgruppen gebildet, eine jede von ihrem Metaxylem begleitet, und zwar verlaufen sie getrennt oder sind durch ihre Metaxyleme unter sich verbunden. Nebenstehende Figur zeigt drei freie Protoxylemgruppen und zwei durch ihr Metaxylem verbundene.



Bis dahin ist die Endodermis sehr deutlich geblieben, aber jetzt verliert sie ihre charakteristischen Verdickungen, und ihre Existenz wird hypothetisch. Der obere Teil der Uebergangszone und der untere Teil des Stengels bilden eine Anzahl schuppenförmiger Blättchen, welche aber kein Gefäßbündel erhalten, mit Ausnahme des letzten schuppenförmigen Blattes, das ein ganz kleines Blattbündelchen empfängt.

Ein Querschnitt des unteren Teiles des Stengels hat nun von außen nach innen folgende Struktur:

1) Eine dünnwandige Epidermis ohne Stomata.
2) Eine kollenchymatische Rinde, deren Innenschicht mit brauner Substanz imprägniert ist.
3) Ein paar Schichten unverdickter Zellen, vielleicht Endodermis und Pericykel darstellend.
4) Das Phloem, aus verlängerten Zellen bestehend, mit partiell verholzten Wänden und zahlreichen lateralen Siebplatten.

5) Innerhalb des Phloems fünf bis sechs mesarche Xylembündel aus je zwei oder drei halb verholzten, schließlich fein leiterförmigen Protoxylemelementen bestehend, von breiten leiterförmigen Metaxylemtracheiden umgeben.

Diese Anordnung, getrennte mesarche Xylemstränge, umgeben von einem geschlossenen Phloemring, erinnert an die Stammstruktur von *Todea* und *Osmunda*.

Die Xylemstränge verlaufen so ziemlich gerade, mit sehr wenigen Anastomosen im unteren Teil des Stengels; erst nachdem sie in die eigentliche Blattregion kommen, treten unregelmäßige Fusionen bei ihnen auf.

Betrachten wir jetzt den

Ursprung der Blattbündel.

Das gewöhnliche Blattbündel entsteht in folgender Weise. Einer der Protoxylemstränge des Stengels teilt sich etwa $1/2$ cm unter der Stelle, wo das Blattbündel aus der Stammstele heraustritt. Das äußere dieser beiden Teilprodukte trennt sich von dem inneren und bildet alsbald einen unabhängigen, von Metaxylem umschlossenen Strang.

Dieser Strang biegt sich nach außen und umgibt sich mit Phloem, Pericykel und einer Schicht brauner Zellen. Eine Blattlücke entsteht also nicht.

Ursprung des Zweig- oder „Sporophyll“-Bündels.

Auch dazu teilt sich die Protoxylemgruppe, aber früher als bei der Bildung eines Blattbündels, nämlich etwa 2 cm unter der Ursprungsstelle des Zweiges. Dieser Teil, welcher später in den Zweig eintreten wird, wird bald unabhängig und verläuft eine ganze Strecke innerhalb der Stammstele, in der er auf dem Querschnitt als ein additioneller Strang erscheint. Schließlich tritt er aus der Stele heraus, umgibt sich in gewöhnlicher Weise mit Phloem und läßt eine Lücke, eine Zweiglücke, in dem Ring von Xylemsträngen des Stammes zurück.

Wir haben also einen auffallenden Unterschied zwischen dem Verhalten der Blattbündel und der Zweigbündel. Das Austreten der ersteren verursacht keine Lücke in der Stammstele, das der letzteren tut das jedoch, und zwar in folgender Weise:

Der Unterschied zwischen der Entstehungsweise eines Blattbündels und der eines Bündels, welches in das sporangientragende Organ hineintritt, ist (wie man leicht sieht, wenn man nach den Querschnitten auf S. 71 von Miß Sykes' Abhandlung ein Modell aus irgendeinem knetbaren Materiale an einem Lampenzylinder macht) der, daß das Protoxylembündel, welches in ein Blatt eintritt, sich tangential spaltet und dann gleich austritt, während das, welches in ein sporangientragendes Organ eintritt, sich lateral spaltet und noch eine Strecke in der Stammstele verläuft, bevor es austritt, die Stammstele also über eine gewisse Strecke um ein Bündel vermehrt, und daher, wenn es in das sporangientragende Organ eintritt, eine Lücke zurückläßt.

Nach Miß Sykes sind nun beide Bildungs- und Austrittsweisen „essentially similar“, was meines Erachtens nicht der Fall ist.

Man würde den Unterschied auch so ausdrücken können, daß man sagt, das Bündel, welches in das sporangientragende Organ eintritt, ist ein gemeinsames Bündel, so wie man erwarten würde bei einem Bündel

anzutreffen, das in einen normalen oder metamorphosierten Zweig eintritt, während das, welches in das Blatt eintritt, ein reines Blattbündel ist.

Das würde für die LIGNIERsche Auffassung sprechen, daß das *Tmesipteris*-Blatt ein Phylloid ist, aber wir haben schon früher gesehen, daß Sicherheit hier nicht zu erreichen ist.

In der Nähe des Stammscheitels besteht die Rinde nur aus 5 oder 6 Zellenschichten, von denen die innere noch keine braune Substanz bildet. Das Phloem enthält auch hier oft Fasern und ist schon verholzt. Das Xylem bildet einen soliden Strang leiterförmig verdickter Elemente, mit einer Protoxylemgruppe, deren Elemente aber ebenfalls leiterförmig sind. Eine Scheitelzelle kann, wenn auch nicht leicht, nachgewiesen worden.

Die Blätter.

Die Struktur der gewöhnlichen Blätter und die der Lamina der die gegabelten Sporangien tragenden Organe ist der Hauptsache nach gleich.

Bei einer Form, welche Miß SYKES *T. elongata* nennt, hat das Laubblatt beiderseits Spaltöffnungen, bei *T. tannensis* nur auf der adaxialen Seite. Die Epidermiszellen sind groß und sternförmig, mit verdickten Wandstreifen. Das Mesophyll besteht aus eigentümlich gelappten Zellen, die denen des *Psilotum*-Blattes sehr ähnlich sind. Ein einziges Gefäßbündel läuft in fast senkrechter Richtung durch die Stammrinde, tritt in die Mitte des Blattes ein und endet in einer einzigen Tracheide hart unter der Stachelspitze. Dieses Bündel besteht über den größten Teil seiner Länge hinaus aus vier bis fünf Leitertracheiden, welche ein oder zwei enge leiterförmige Protoxylemelemente umgeben und von verholztem Phloem und einer mehr oder weniger deutlichen Endodermis umgeben werden.

Die Basis des Blattes ist herablaufend, und deswegen zeigt ein Querschnitt durch einen Teil eines beblätterten Stengels ein oder mehrere Auswüchse, die Blattbasen, welche leicht an ihren gelappten Mesophyllzellen als solche erkannt werden.

Die sporangientragenden Organe.

Diese bestehen, wie wir sahen, aus einem gestielten gegabelten „Blatte“, welches man also a priori als ein Zweiglein mit zwei Blättern oder als ein Sporophyll auffassen kann.

Sehen wir einmal, was die Anatomie darüber aussagt. Wir sahen schon, daß in zweigartiger Weise, unter Bildung einer Lücke in der Stammstele, ein Gefäßbündel hineintritt. Dieses Bündel, welches einem Blattbündel gleicht, aber kräftiger ist, besaß in allen Fällen, welche Miß SYKES sah, nur eine Protoxylemgruppe. BERTRAND sah aber bisweilen Fälle, in welchen es „diarch“ war.

Dieses in das Stielchen des sporangientragenden Organs eingetretene Bündel spaltet sich alsbald in drei Zweige, und jeder Zweig umgibt sich mit einer Endodermis. Einer von ihnen tritt in den sehr kurzen Stiel des Sporangiums ein, die beiden anderen in je eines der Blätter oder Blattlappen, je nachdem man das Organ als einen Zweig oder als ein Blatt betrachtet. Das Sporangium ist zweifächerig, die Fächer sind voneinander getrennt durch eine sterile Gewebsplatte. Jedes Fach springt mittels eines Längsrisses senkrecht zu dieser sterilen Gewebsplatte auf.

Der kurze Stiel des Sporangiums endet nun in dieser sterilen Gewebsplatte, und ebenso endet das in den Sporangienstiel eintretende Gefäß-

bündel kurz vor dieser sterilen Gewebsplatte oder tritt etwas in sie hinein.

Bevor das Gefäßbündel aber dieses Septum erreicht, bildet es links und rechts einen Seitenzweig. Beide Zweige laufen um das Septum herum und begegnen sich bisweilen schließlich. Dann wird also ein geschlossener Ring von ihnen gebildet. Dieser Ring besteht aus Xylem, das zugehörige Phloem ist viel breiter und setzt sich noch eine kurze Strecke in die Wand der Sporangienfächer fort.

Es fragt sich nun, was ist das Organ, welches bei *Tmesipteris* das Sporangium trägt, und was ist dieses Sporangium selber?

Fangen wir mit letzterer Frage an, so sehen wir, daß es zwei Möglichkeiten gibt; man kann das mehrfächerige, in abnormen Fällen auch einfächerige Sporangium betrachten als aus einem Sporangium durch Sterilisierung einer transversalen Archesporzone hervorgegangen, wie Bower das will, in welchem Falle wir mit einem septierten Sporangium zu tun haben, oder wir können es betrachten als aus der Verschmelzung mehrerer Sporangien hervorgegangen, in welchem Falle wir ein Synangium vor uns haben. Für letztere Ansicht spricht erstens der Umstand, daß jedes Fach des Sporangiums ein Gefäßbündel erhält, wenn es sich auch nicht leugnen läßt, daß dies auch nachträglich in einem septierten Sporangium entstanden sein kann. Zweitens spricht dafür der Umstand, das bei dem verwandten *Psilotum* ein jeder der Sporenkomplexe auf eine einzige Archesporzelle zurückgeführt werden kann; zwar ist diese Möglichkeit bei *Tmesipteris* noch nicht nachgewiesen, aber es entsteht doch auch hier das Archespor eines jeden Faches für sich.

Rechnet man noch dazu den Umstand, daß, wenn drei Fächer gebildet werden, auch das dritte Fach ein Gefäßbündel erhält, welches es also nicht allmählich erworben haben kann, so scheint es mir in der Tat am wahrscheinlichsten, daß wir es mit einem Sporangium zu tun haben.

Andererseits dürfen wir aber nicht verschweigen, daß in abnormen Fällen das Septum ganz schwinden kann, indem das Gewebe, aus welchem dies hervorgehen würde, fertil wird und Sporen bildet, was also wieder einem septierten Sporangium ähnlicher sieht.

Da aber, meiner Auffassung nach, jede Zelle einer 2x-Generation ein potentieller Gonotokont ist, scheint mir letztere Interpretation weniger morphologischen Wert zu haben.

Wichtiger noch als die Frage: Synangium oder septiertes Sporangium, ist die Frage, was eigentlich das Organ ist, welches das Synangium trägt.

Es sind darüber vielerlei Ansichten ausgesprochen worden.

Erstens: Das Organ, welches aus dem Stielchen und den beiden blattartigen Gebilden besteht, soll, nach Dangeards Meinung, das Produkt der Verschmelzung zweier gestielter Blätter sein.

Diese Auffassung kommt mir recht unwahrscheinlich vor, da in jenem Falle das Stielchen, als Verschmelzungsprodukt, wohl auch ein doppeltes Gefäßbündel führen würde, was nicht der Fall ist.

Zweitens: Das ganze Organ ist ein gegabeltes Blatt.

In diesem Falle würde es aber doch nicht einem *Lycopodium*-Sporophyll direkt vergleichbar sein, denn das *Lycopodium*-Sporangium erhält kein Gefäßbündel, während das von *Tmesipteris* ein solches besitzt.

Deswegen trennt denn auch Bower die *Psilotales* von den *Lycopodiales* und verbindet sie mit den *Sphenophyllaceen, Equisetaceen* und *Ophioglossaceen* zu seiner Gruppe der *Pteridophyten* mit Sporangiophoren.

Ein Sporangiophor nennt er nämlich einen Gefäßbündel enthaltenden Sporangiumstiel.

Auch SCOTT bringt die *Psilotales* aus diesem Grunde mit den *Sphenophyllales* in Verbindung, und da er die Sporangiophoren der letzteren als adaxiale Blattlappen betrachtet, so hält er auch das Organ, welches bei *Tmesipteris* das Synangium trägt, für ein Blatt, betrachtet es also als Sporophyll.

Drittens: Das ganze Organ ist ein Zweig, der zwei Blätter und ein endständiges Sporangium trägt.

Für die Zweignatur spricht, wie wir sahen, der Umstand, daß seine Bildung eine Lücke in der Stammstele verursacht.

Zwischen der zweiten und dritten Ansicht ist also ein nach der Meinung vieler wichtiger Unterschied der, daß in ersterem Falle das Sporangium blattbürtig, im letzteren stammbürtig ist. Das ist also derselbe Unterschied wie zwischen *Selaginella* und *Lycopodium*, was uns nicht verhindert, diese beiden zu den *Lycopodiales* zu bringen. *Tmesipteris* läßt sich aber da nicht gut unterbringen, weil im Sporangiumstiel von *Lycopodium* und *Selaginella* kein, in dem von *Tmesipteris* dagegen ein Gefäßbündel vorhanden ist.

Zwar würde letzterer Umstand uns dazu veranlassen können, *Tmesipteris* mit den *Sphenophyllales* in Verbindung zu bringen, aber es läge bei den sonst großen Verschiedenheiten zwischen beiden doch nur dann ein Grund dazu vor, wenn sich nachweisen ließe, daß das sporangientragende Organ bei *Tmesipteris* ebenso wie das von *Sphenophyllum* ein Blattlappen ist.

Das scheint mir aber unwahrscheinlich,

1) weil es sein Gefäßbündel in anderer Weise als das Blatt erhält,
2) weil in gewissen Fällen der sporangientragende Stiel sich verzweigen kann, was einem Stengelorgan ähnlicher sieht als einem Blatte.

Summa summarum scheint mir *Tmesipteris* genügend von den *Lycopodiales* und *Sphenophyllales* verschieden, von ersteren besonders wegen ihres gefäßbündelhaltigen Sporangiumstiels, von letzteren deshalb, weil sie nicht artikulat sind.

Am besten scheint es mir also, *Tmesipteris* mit *Psilotum* als eine gesonderte Gruppe der *Psilotales* zu betrachten, welche wohl die meisten Beziehungen zu den *Lycopodiales* hat und durch ihr Gefäßbündel im Sporangienstiel einige Beziehungen zu den *Sphenophyllales* aufweist, falls nicht dieses Gefäßbündel hier sekundär entstanden ist, um den großen Sporangien das nötige Wasser zuzuführen.

Solange die x-Generation aber unbekannt ist, bleibt alles recht zweifelhaft; ich würde deren Entdeckung denn auch für sehr wichtig halten, da sie uns wenigstens lehren würde, ob die Spermatozoen bi- oder polyciliat gewesen sind.

Sehen wir jetzt einmal, inwiefern sich

Psilotum

mit *Tmesipteris* vergleichen läßt. *Psilotum* ist ein viel weiter verbreitetes Genus als *Tmesipteris*; es kommt in den Tropen und Subtropen sowohl der östlichen wie der westlichen Halbkugel vor. Wir kennen davon jetzt 4 Arten, nämlich *P. triquetrum*, *P. flaccidum*, *P. complanatum* und *P. capillare*, die BAKER allerdings später (Handbook of the Fern Allies, 1887) auf 2 Arten reduziert hat, indem er *P. capillare* als eine Varietät

von *P. triquetrum* und *P. flaccidum* als eine solche von *P. complanatum* auffaßte.

Ebensowenig wie von *Tmesipteris* ist von *Psilotum* das Prothallium bekannt; zwar hat LANG in seinem Artikel „On a Prothallus provisionally referred to Psilotum“, Ann. of Bot., Vol. XVIII, 1904, p. 571 bis 577 die Ansicht verteidigt, es gehöre ein von ihm in nur einem Exemplare gefundenes Prothallium wahrscheinlich zu *Psilotum*, aber sein einziger Grund hierfür ist der Umstand, daß er es zwischen den Rhizomzweigen von *Psilotum* fand. LANG weist aber selber darauf hin, daß das Prothallium große Uebereinstimmung mit dem eines terrestrischen *Lycopodiums* zeigt, und sagt, er würde es sicher als ein solches betrachtet haben, wenn er in der Nähe ein terrestrisches *Lycopodium* hätte finden können.

Da nun aber bekanntlich *Lycopodium*-Sporen auf weite Entfernung verbreitet werden können, möchte ich bei der großen Aehnlichkeit dieses Prothalliums mit dem eines *Lycopodiums* die Zugehörigkeit zu *Psilotum* vorläufig bezweifeln.

Wenn wir also auch von der x-Generation von *Psilotum* nichts wissen, so kennen wir doch seine Entwickelungsgeschichte viel besser als die von *Tmesipteris*. Wir verdanken es den Untersuchungen SOLMS-LAUBACHS über den „Aufbau des Stockes von Psilotum triquetrum und dessen Entwickelung aus Brutknospen“, Ann. d. Jardin Bot. de Buitenzorg, T. IV, 1884, p. 139—186.

SOLMS sah im Botanischen Garten zu Göttingen wiederholt *Psilota* erscheinen auf Kübeln, in die sie nicht hineingepflanzt worden waren. Zwar ließ sich dies durch die Annahme erklären, daß kleine Stückchen des sehr zerbrechlichen Rhizoms zufälligerweise mit dem Boden vermischt waren, aber die Erscheinung war so auffallend, daß die Hoffnung, ein Prothallium zu finden, berechtigt erschien.

Eines Tages schien diese Hoffnung erfüllt zu werden, als SOLMS nämlich das Rhizom eines epiphytischen *Psilotums* zwischen den Wurzeln von *Asplenium esculentum* herauspräparierte.

Zwischen den mit schwarzbraunen Wurzelhaaren bedeckten Rhizomen wurde in einer Tasche eine mulmartige Menge gelber Substanz gefunden, welche aus nichts als jungen *Psilotum*-Pflänzchen bestand, und es war also zu erwarten, daß sich dazwischen auch Prothallien befinden würden. Diese Hoffnung erfüllte sich jedoch nicht; indessen führte dieser Fund zu der Entdeckung der bis dahin unbekannten Brutkörper dieser Pflanzen.

Aus NÄGELIS und LEITGEBS Untersuchungen (1868, Entstehung und Wachstum der Wurzeln, Beitr. z. wiss. Bot., Heft 4, S. 147 ff.) wissen wir, daß das Rhizom der ebenso wie *Tmesipteris* ganz wurzellosen *Psilota* aus zwei Arten von Sprossen besteht, nämlich aus solchen mit behaarter Oberfläche, welche stets unterirdisch bleiben, und aus glatten, deren Spitzen schließlich zu oberirdischen Stengeln auswachsen.

Bei der ersteren Art bildet jede Epidermiszelle in der Mitte ein Wurzelhaar, welches entweder als kurze Papille bestehen bleiben oder, nachdem diese an ihrer Basis eine Querwand gebildet hat, zu einem Wurzelhaar auswachsen kann. Dieses hat dann die für die unterirdischen Teile von *Psilotum* charakteristische dunkelbernsteingelbe Farbe.

Unter bestimmten Bedingungen, zumal bei schlechter Ernährung, wie aus Versuchen mit fein zerstückelten Rhizomen hervorging, bilden sich nun diese Wurzelhaare zu Brutkörpern um. Dabei schwillt die Spitze an, und aus dem Scheitel dieser Anschwellung tritt eine sich bald

verbreiternde und sich basal mittels einer Querwand abschneidende Protuberanz auf. Diese Protuberanz ist die Mutterzelle der Brutknospe. Von ihr wird zunächst durch eine schwach schiefe Wand die Hypophyse abgeschnitten, welche durch eine schiefe Querwand zum zweizelligen Stielchen wird.

In der oberen Zelle entsteht eine schiefe Wand, welcher sich bald eine zweite anschließt, wodurch eine zweischneidige Scheitelzelle entsteht, aus deren Segmenten die flache, mehr oder weniger elliptische Brutknospe aufgebaut wird (Fig. 343, 2, 3). Alsbald treten Pilzfäden hinein, welche die auch bei *Psilotum* vorhandene Mycorrhiza bilden.

Meistens entstehen nur 5—8 Segmente, in Ausnahmefällen bis 18; in letzterem Falle geht aber die regelmäßige Form verloren. Jedes Segment, außer den an die Scheitelzelle grenzenden, wird noch durch eine Längswand in eine Innen- und eine schmale Randzelle zerlegt; damit hört jede Teilung auf. Alsbald fällt nun die Brutknospe ab, zusammen mit einem kürzeren oder längeren Stücke des Wurzelhaares. Amylum ist als Reservesubstanz reichlich vorhanden; die ganze Brutknospe ist farblos.

Die jungen Pflänzchen werden aus ihren Randzellen gebildet, meistens nur eine, bisweilen auch mehrere (Fig. 344, 8).

Fig. 343. Psilotum triquetrum, nach SOLMS. 1—7 Bildung der Brutkörper.

Unter Umständen, und zwar unter ungünstigen Bedingungen, kann es auch vorkommen, daß eine Brutknospe keine *Psilotum*-Pflänzchen, sondern wieder Brutknospen bildet (Fig. 344, 10).

Das Keimpflänzchen entsteht, wie gesagt, aus einer Randzelle, die sich zu einem parenchymatischen Gewebe auswächst, welches zunächst ganz meristematisch ist. Auch in dieses Gewebe treten alsbald Mycorrhizafäden hinein. Unter interkalarer Teilung aller Zellen entwickelt sich das Pflänzchen weiter zu einem kleinen, sich allmählich nach der Spitze hin verbreiternden, eiförmigen Körperchen, an dessen Basis die Brutknospe noch lange sichtbar bleibt. Schließlich geht der basale Teil in Dauer-

gewebe über, wird gelb und bedeckt sich mit Wurzelhaaren. Von jetzt an ist der meristematisch gebliebene Scheitelteil leicht an seiner Farblosigkeit kenntlich, so daß es nur selten zweifelhaft ist, ob das Pflänzchen noch wächst oder nicht.

Hört das Wachstum auf, so wird nämlich das ganze Pflänzchen gelb und bedeckt sich ganz mit Wurzelhaaren. Auch diese können wieder Brutknospen bilden.

Das junge Pflänzchen besitzt also keine Scheitelzelle und ist ganz aus einem homogenen Parenchym aufgebaut.

Auch von einem Gefäßbündel ist keine Spur zu entdecken. Nach und nach wird das Pflänzchen keulenförmig (Fig. 344, 13), es ist dann 2—3 mm lang, oft kommaförmig.

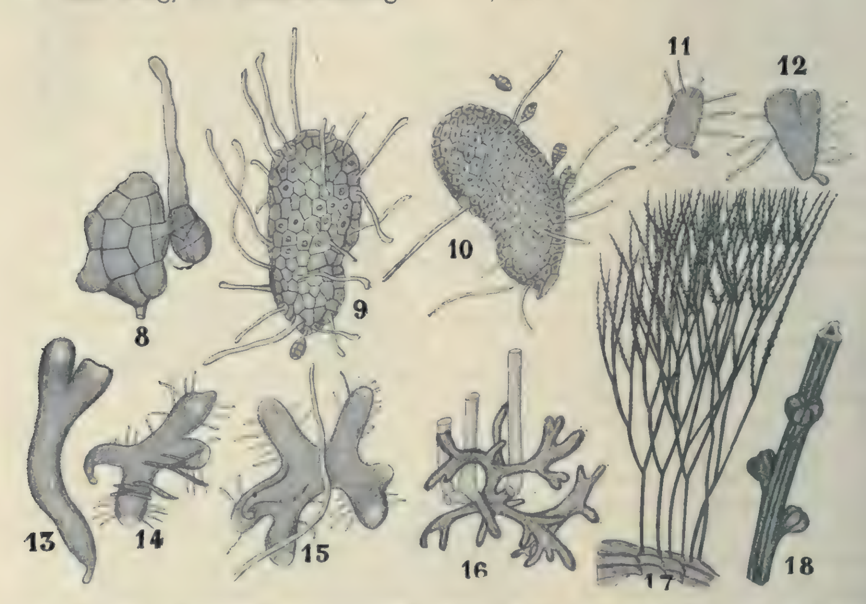


Fig. 344. Psilotum triquetrum, nach SOLMS. 8 Brutknospe, die eine Keimpflanze aus einer ihrer seitlichen Zellen zu bilden anfängt, das Pflänzchen hat schon ein Wurzelhaar gebildet. 9 Junge Keimpflanze, der unten noch die Brutknospe, aus welcher sie hervorgegangen ist, anhängt. 10 Eine Keimpflanze, welche an ihrer Oberfläche wieder Brutknospen bildet. 11—15 Aus Brutknospen hervorgegangene Keimpflanzen in verschiedenen Entwickelungsstadien: 11 noch mit einfachem Scheitel; 12, 13 die erste Dichotomie zeigend; 14 die zweite Dichotomie zeigend; 15 älteres Stadium. 16 Rhizom von Ps. triquetrum. 17 Habitusbild dieser Pflanze. 18 Sproßstück aus der fertilen Region. 16—18 nach PRITZEL.

Nun bildet es seine erste Dichotomie; ob vorher eine dabei wieder verloren gehende Scheitelzelle gebildet wurde, konnte nicht festgestellt werden; jedenfalls kommt die Dichotomie dadurch zustande, daß ein medianer Querstreifen des Gewebes des verbreiterten Scheitels unter Gelbfärbung und Haarentwickelung in Dauergewebe übergeht.

Die Seiten wachsen dann zu Gabeln aus, welche je eine dreischneidige Scheitelzelle bilden. Oft ist es nicht möglich zu sehen, welche Zelle als Scheitelzelle fungieren wird, da mehrere dreieckige Zellen vorhanden sind, und es scheint wohl, als würden mehrere angelegt, von denen aber nur eine funktioniert. Das ist von Wichtigkeit in bezug auf DINGLERS Untersuchungen an *Gymnospermen,* bei welchen bisweilen, wie auch SOLMS an

jungen *Ginkgo*-Pflänzchen nachweisen konnte, eine scheitelzellartige Zelle gebildet werden kann.

Das Keimpflänzchen wächst nun einige Zeit weiter, wobei sich in normaler Weise beide Zweige verlängern, dann gabeln sich diese gleichzeitig oder einer nach dem andern (Fig. 344, 14) in einer zur vorigen Gabelung etwa senkrechten Ebene, so daß das junge Pflänzchen meistens die Form eines vierarmigen Ankers annimmt. Dabei verschwindet die Scheitelzelle, wodurch ein Streifen von Dauergewebe entsteht, und die auswachsenden Seiten bilden wieder neue Scheitelzellen.

Nur selten entwickelt sich der eine Gabelzweig stärker als der andere, und so entsteht ein Sympodium.

Das weniger entwickelte Sympodiumglied bleibt dann an der Seite des mehr geförderten als lateraler Höcker bestehen; eine völlige Geradestreckung der Scheinachse wurde aber nie bemerkt. Infolge der Richtungsänderung des geförderten Sprosses ist die Existenz einer solchen Gabelung leicht zu bemerken. Indem an allen Gabelsprossen, soweit sie ihr Wachstum nicht einstellen, regelmäßig Dichotomie auftritt, entwickelt sich das Pflänzchen nach und nach zu einem korallenähnlichen, reichlich dichotom verzweigten Körper (Fig. 344, 15, 16), an welchem die primäre Achse durch ihre spitze Basis noch lange kenntlich bleibt. Jahrelang wächst also unser *Psilotum* unterirdisch und epiphytisch weiter, bis schließlich das Rhizom grüne Laubstengel über dem Boden bildet (Fig. 344, 16, 17), welche, zunächst noch schwach, nach und nach kräftiger werden. Es nimmt aber oft längere Zeit in Anspruch, bevor die ersten fruktifizierenden Sprosse erscheinen.

Das stark verzweigte *Psilotum*-Rhizom bildet also weder Blätter noch Wurzeln. Es ist ziemlich weich, und wir können daran 3 Arten von Sprosse unterscheiden, nämlich

1) solche, welche dicht mit braunen Rhizoiden bekleidet und nur an der Spitze weiß und nackt sind;
2) ähnliche Sprosse, welche aber außer einem Scheitelvegetationspunkt auch noch einen lateralen Vegetationspunkt besitzen, der leicht zu finden ist, weil dort die Wurzelhaare fehlen;
3) solche, bei denen die Rhizoidenbekleidung rudimentär ist und welche zu Laubsprossen auswachsen.

Letztere erheben sich bald, sie bilden dann keine Rhizoide, ihre Oberfläche wird glatt und hart, und es werden kleine, schuppenartige Blättchen gebildet.

Die Spitzen der Rhizome werden leicht beschädigt, regenerieren sich aber auch leicht, wodurch einigermaßen der Nachteil des Fehlens einer Wurzelhaube aufgewogen wird.

Die oberirdischen *Psilotum*-Stengel sind an der Basis, wo die Pflanze aus dem Boden hervortritt — in Buitenzorg vielfach an der Basis von Palmenstämmen — glatt, braun und rund, höher hinauf werden sie grün und deutlich gerippt. Dichotomie tritt schon nahe der Basis auf und wiederholt sich viele Male; hier und dort sehen wir Trichotomie, nicht nur, wie Solms meinte, an der Basis, sondern, wie Miß Ford (1904, The Anatomy of Psilotum triquetrum, Ann. of Bot., Vol. XVIII, p. 589—605) nachwies, auch wohl bei der 2., 3. oder 4. Gabelung.

Der Stamm von *Psilotum triquetrum* ist dreikantig, der von *Ps. flaccidum* flach. Die Blätter, welche klein und schuppenförmig sind und keinen Mittelnerven haben, stehen an den jungen Zweigen von *Ps. triquetrum* in der Insertion $^{1}/_{3}$, weiter unten unregelmäßig infolge der

Torsion des Stengels und des unregelmäßigen Wachstums der Internodien; bei *Ps. flaccidum*, einem Epiphyten mit hängenden Zweigen, ist die Blattstellung $^1/_2$. Miß FORD konnte nachweisen, daß die Zweige mittels einer dreiseitigen Scheitelzelle wachsen; die Vegetationspunkte sind von zwei (*Ps. flaccidum*) oder drei (*Ps. triquetrum*) Blättern geschützt, von denen sie ganz eingehüllt werden. Im jungen Blatte ist bisweilen eine Scheitelzelle vorhanden, bisweilen nicht.

Ein junges Blattprimordium ist von einer jungen Zweigspitze schwer zu unterscheiden.

Betrachten wir jetzt einmal die verschiedenen Organe.

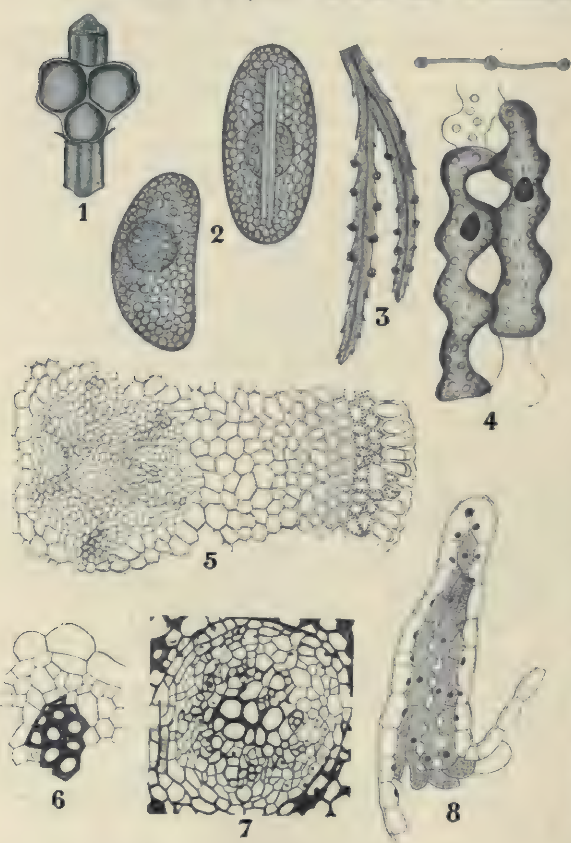


Fig. 345. Psilotum triquetrum. 1 Aufgesprungenes Sporangium. 2 Sporen. 3 Flachsproß von Ps. flaccidum. 4 Oben derselbe im Querschnitt, unten assimilierende Zellen der äußeren Rinde von Ps. triquetrum, nach Miß FORD. 1—4 nach PRITZEL. 5 Querschnitt eines jüngeren Stengels, nach PRITZEL. 6 Querschnitt eines Teiles des Stammes, die lignifizierten Stellen im Phloem zeigend, nach Miß FORD. 7 Querschnitt des Stengels, nach BOODLE, mit zahlreichen sekundären Tracheiden an der Peripherie der Stele. 8 Längsschnitt des Blattes, nach Miß FORD.

Der oberirdische Stengel.

Der Stengel ist in seinen dickeren Teilen gerippt, oberwärts dreikantig. Er ist monostel. Die Epidermis ist kutikularisiert; Stomata sind in ziemlicher Zahl vorhanden, sie liegen in den Gruben des Stengels zwischen den Rippen. Die Schließzellen sind etwas eingesenkt. Die Rinde besteht aus drei Zonen: einer äußeren Parenchymzone mit Chloroplasten, einer mittleren sklerenchymatischen Zone und einer inneren parenchymatischen Zone, welche die Stele umgibt. Die äußere Chlorophyllzone besteht aus eigentümlichen Zellen, deren Wände in regelmäßigen Entfernungen sich hervorwölben, wodurch jede Zelle drei bis vier Anschwellungen erhält (Fig. 345, 4). Dadurch entsteht eine Art Schwammparenchym, wie wir das auch im Blatte antreffen. Die Sklerenchymzellen der folgenden Zone haben kleine, spaltenförmige Poren; auch die innere Parenchymzone besitzt zahlreiche, hier ovale oder runde Poren wechselnder Größe. Sie enthalten meistens Stärke und in den älteren Teilen Kieselsäure-Kon-

kretionen. Die Endodermis ist mittels Färbung leicht sichtbar zu machen, indem dann die verdickten radialen Wände sehr deutlich werden. Das Zentrum der Stele wird von einer Gruppe Sklerenchymfasern mit zahlreichen, kleinen, einfachen Poren eingenommen.

In den dickeren Teilen der Pflanze ist dieses Sklerenchym sehr auffallend; höher hinauf nimmt es bis auf zwei oder drei Fasern ab und schließlich fehlt es ganz. Das Xylem umgibt diese Sklerenchymgruppe ringförmig und bildet nach außen ausstrahlende Platten, an deren Enden die Protoxylemgruppen liegen. Die Zahl dieser Strahlen variiert je nach der Dicke des Stengels von 2 bis 10, ja es kann sogar vorkommen, daß nur eine zentrale Xylemmasse vorhanden, der Stengel also rein haplostel ist.

Das Xylem besteht aus gewöhnlichen Leitertracheiden, das Protoxylem aus spiraligen Elementen.

Zwischen der Endodermis und dem Xylem liegt ein sehr schwer definierbares Gewebe. Die Ecken der Zellwände sind hier oft verholzt, zumal den Xylemstrahlen gegenüber. Dazwischen verlaufen lange Röhren, welche wohl am besten als Leptoide bezeichnet werden, denn das Fehlen von Poren und Siebplatten verhindert, daß man sie als Siebgefäße ansehen kann. Die Gabelung des Stammes findet in sehr einfacher Weise statt. Die Stele verbreitert sich, und neue Protoxylemgruppen treten auf; die zentrale Sklerenchymmasse und das diese umgehende Xylem spalten sich in zwei etwa gleiche Hälften, und neue Tracheiden erscheinen, so daß jede Sklerenchymgruppe wieder von Xylem eingehüllt wird, wenn auch das Sklerenchym noch während einiger Zeit nach der Spaltung an der Innenseite direkt an das Phloem anstößt.

Die zwei Bündel divergieren, die Endodermis zerreißt und schließt sich wieder um jedes Bündel. Bei jeder Bifurkation wiederholt sich dasselbe.

Während bei *Tmesipteris* jedes Blatt ein kleines Gefäßbündel erhält, ist dies bei *Psilotum* nicht der Fall; die Blätter besitzen nämlich gar kein Gefäßbündel (Fig. 345, 8), nur die fertilen „Blätter" erhalten Gefäßbündel, da sich eines in jeden Sporangiophor begibt.

Die Stele des Stengels ist also als eine Siphonostele aufzufassen, deren Mark zunächst parenchymatisch ist, bald aber sklerifiziert.

Hingegen enthält das Rhizom eine Haplostele (Fig. 345, 7), indem das Mark fehlt.

Nach Bertrand ist hier die Stele typisch diarch mit spiraligen Protoxylemelementen an den Enden der Strahlen. Diese Struktur ist aber keineswegs typisch; oft fehlt das Protoxylem, und das Xylem kann rund oder unregelmäßig sein. Das Phloem ist weniger entwickelt als im Stengel; die Endodermis ist normal, während die Hauptmasse der Rinde aus großen dünnwandigen Zellen besteht.

Die zwei oder drei die Endodermis umschließenden Schichten haben aber dunkelbraune Wände, welche vermutlich mit derselben Substanz imprägniert sind, die bei Farnen vorkommt und Phlobaphen genannt worden ist. In der Außenrinde ist Mycorrhiza. Die äußeren Zellen wachsen zu zweizelligen Rhizoiden mit braunen Wänden aus. Im unteren Teile des Stengels finden wir eine Stele von der Struktur der Rhizomstele, also eine Haplostele; etwas höher hinauf konnte Boodle (1904, On the occurence of secondary Xylem in Psilotum, Ann. of Botany, Vol. XVIII, p. 505 ff.) die Anwesenheit sekundären Xylems nachweisen, was auf ein früheres Dickenwachstum hindeutet und wodurch die hier oft triarche Stele an

die von *Sphenophyllum* erinnert, ein bestimmtes Cambium, wie dort, ist hier aber nicht nachweisbar.

Höher hinauf erscheint ein parenchymatisches Mark, welches später lignifiziert, dort ist also eine Siphonostele vorhanden, welche bei den *Sphenophyllen* nicht vorkommt.

Das Blatt

ist sehr einfach; es besteht bloß aus einer Fortsetzung der Chlorophyllzone und der Epidermis des Stengels; Spaltöffnungen fehlen. LIGNIER



Fig. 346. 1 Psilotum complanatum, Sproßende, nach GÖBEL, die Sporangien in den Achseln zweigeteilter Sporophylle zeigend. 2—4 Ps. triquetrum, nach SOLMS. 2 Scheitelansicht einer Sproßspitze des fruktifizierenden Laubtriebes nach stattgehabter Dichotomie. Die Blätter zeigen bereits das Sporangium, das beiderseits von den öhrchenförmigen Zipfeln flankiert wird. 3 Ganz junges Sporophyll, das Blatt ist genau von der Innenseite gesehen, man sieht in seiner Mitte die erste Entstehung des Sporangiums, am Rande beginnt beiderseits das Hervortreten der Blattohren. 4 Weiter entwickeltes Sporophyll von der Rückseite.

(Equisétales et Sphenophyllales, leur origine filicinéenne commune, Bull. de la Soc. Linnéenne de Normandie, 5me Série, T. VII, Caen 1903) hält diese Blätter für primitiv und redet von Phylloiden.

Da aber die verwandte *Tmesipteris* gut entwickelte Blätter hat, kommt es mir wahrscheinlicher vor, daß wir es hier mit reduzierten Blättern zu tun haben, die wohl in Verbindung mit der xerophytischen und halbsaprophytischen Lebensweise von *Psilotum* entstanden sind. Daß *Psilotum* an sehr heißen Stellen in vollem Lichte gedeihen kann, beweist ihre Häufigkeit an der Basis von Palmenstämmen in Buitenzorg.

Betrachten wir jetzt die

Sporangien.

Diese entstehen am oberirdischen Stengel, sie sind meistens trilokulär (Fig. 345, 1) und werden von zwei Stützblättchen getragen.

Solms wies nach, daß das sporangientragende Organ, ebenso wie das von *Tmesipteris,* gegabelt ist und in derselben Weise das Synangium trägt, das geht aus seiner Entwickelung (Fig. 346, 2—4), sowie aus Göbels Figuren von *Ps. complanatum* (Fig. 346, 1) deutlich hervor. Das sporangientragende Organ ist also offenbar dem von *Tmesipteris* homolog, und wir können also für seine morphologische Natur auf das dort Gesagte verweisen.

Da wir auch von *Psilotum* das Prothallium nicht kennen, läßt sich ebensowenig wie bei *Tmesipteris* entscheiden, ob die Gattung biciliat ist oder nicht, voraussichtlich wird letzteres aber wohl der Fall sein.

Zweiunddreissigste Vorlesung.

Die Polyciliaten.

I. Die Articulaten.

a) Die Sphenophyllales und Pseudoborniales.

Die *Polyciliaten* unterscheiden sich von den *Biciliaten* zunächst dadurch, daß sie mehr als zwei Cilien an ihren Spermatozoen besitzen. Wir unterscheiden:

1) die *Articulaten* mit den ausgestorbenen *Sphenophyllalen* und *Pseudoborniales,* und den rezenten *Equisetalen,*
2) die *Isoetales,*
3) die *Filicales,*
4) die *Pteridospermae* oder *Cycadofilices,*
5) die *Cycadales,*
6) die *Bennettitales,*
7) die *Corduitales,*
8) die *Ginkgoales.*

Fangen wir unsere Betrachtungen mit den

Articulaten

an, einer Gruppe, welche sich leicht als eine Zusammenfassung von *Filicineen* mit articulaten Stengeln und wirteliger Blattstellung definieren läßt.

Beginnen wir mit der jetzt ganz ausgestorbenen Gruppe der

Sphenophyllalen,

welche zwei Familien, die der *Sphenophyllaceae* und die der *Cheirostrobaceae,* umfaßt.

Von der Familie der

Sphenophyllaceae

ist nur ein Genus

Sphenophyllum

bekannt, das schon in der Mitte des Devons auftretend, bis an das Perm bestehen blieb, ja vielleicht noch den Anfang der Trias erlebt hat.

In vegetativer Hinsicht zeigen die *Sphenophyllum*-Arten während dieser enorm langen Periode große Einförmigkeit.

Die *Sphenophyllen* waren Pflanzen mittlerer Größe mit einem artikulierten Stämmchen, das höchstens 1 cm dick wurde; an den Knoten etwas verdickt war und dort Blätter in wirteliger Stellung trug.

Die Internodien waren gerippt. Die typische Zahl der Blätter in jedem Wirtel betrug sechs.

Im Gegensatze zu den *Equisetalen*, welche, mit Ausnahme von *Archaeocalamites*, alternierende Blattwirtel haben, waren diese bei *Sphenophyllum* superponiert.

Bei den zuerst beschriebenen Formen, welche Veranlassung zum Namen *Sphenophyllum* gaben, waren die Blätter keilförmig, ganzrandig oder am breiten Scheitel etwas eingeschnitten. Später sind Formen mit tiefeingeschnittenen Blättern gefunden worden, ja mit so tiefen Einschnitten, daß die Zipfel sehr schmal und durch noch tiefere Einschnitte scheinbar unabhängige lineäre Blätter wurden.

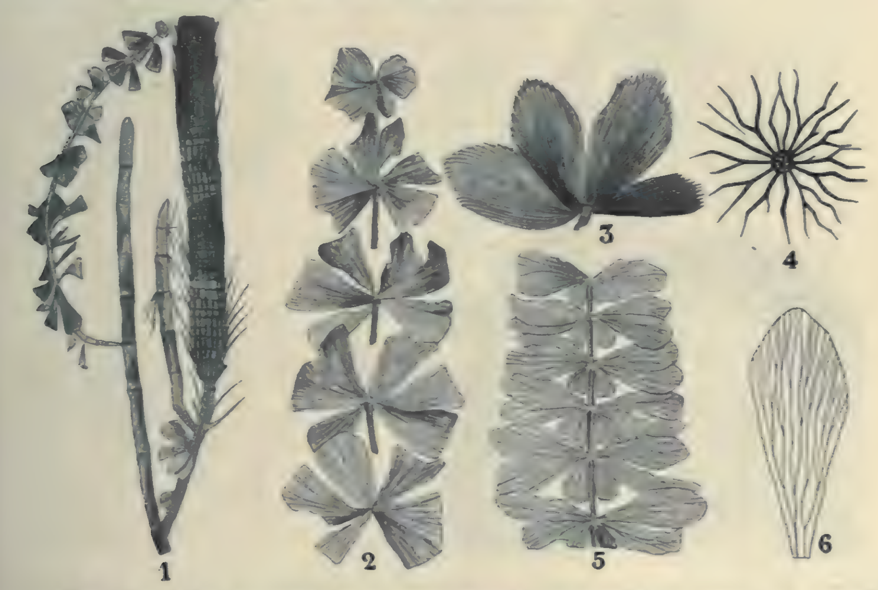


Fig. 347. 1 Sphenophyllum spec. nach SCOTT, verzweigte Stengel, lineäre und keilförmige wirtelige Blätter tragend, der rechte Zweig in einen langen Strobilus endend. 2 Sphenophyllum emarginatum BRNGNT., nach einem Exemplar aus der Sammlung KIDSTON. 3 S. Thoni MAKR. 4 S. trichomatosum STUR. nach einem Exemplar im Woodwardian Museum. 5 S. speciosum ROYLE. 6 Ein Blatt, vergrößert. 2, 4 nach SEWARD, 3 nach ZEILLER, 5, 6 nach FEISTMANTEL.

Noch später fand man, daß auf einem und demselben Exemplare uneingeschnittene und sehr fein zerschlitzte Blätter vorkommen können, und da wir ähnliches bei Wasser bewohnenden Pflanzen, wie *Trapa* und *Batrachium* kennen, bei welchen die Luftblätter breit und flach, die Wasserblätter haarförmig zerschlitzt sind, so vermutete man, daß die *Sphenophyllen* Wasserpflanzen gewesen wären, deren feinblätterige Zweige unter Wasser lebten, während die breitblätterigen darüber hervorragten.

Mit Recht bemerkt dagegen ZEILLER, daß er gefunden hat:

1) daß die fruktifikativen Zweige, welche dieser Theorie nach über das Wasser hervorragen sollten, tief eingeschnittene Blätter trugen,
2) daß breitblätterige Zweige in gleicher Höhe oder sogar niedriger am Stamme vorkommen als zerschlitztblätterige.

Wahrscheinlich ist die Erklärung einfach die, daß die ungeteilten Blätter bei den Arten mit Blattdimorphie an den dünneren Zweigen saßen, die zerschlitzten an den dickeren, wie die Figuren zeigen.

Auch die Stammanatomie ist nicht die einer Wasserpflanze, so daß die *Sphenophyllen* vermutlich Landpflanzen waren. Während die bis jetzt besprochenen *Sphenophyllen* radiär waren, gab es andere, z. B. *Sph. speciosum*, welche mehr oder weniger plagiotrop waren, indem die 6 Blätter eines jeden Wirtels mehr oder weniger gepaart stehen, und von den 3 Paaren die beiden lateralen groß sind, das mediane dorsal oder ventral (chi lo sa?) gestellte hingegen klein ist.

Man hat gemeint, daß die Zweige, welche diese Dorsiventralität zeigen, auf dem Wasser schwammen, aber auch dazu liegt kein zwingender

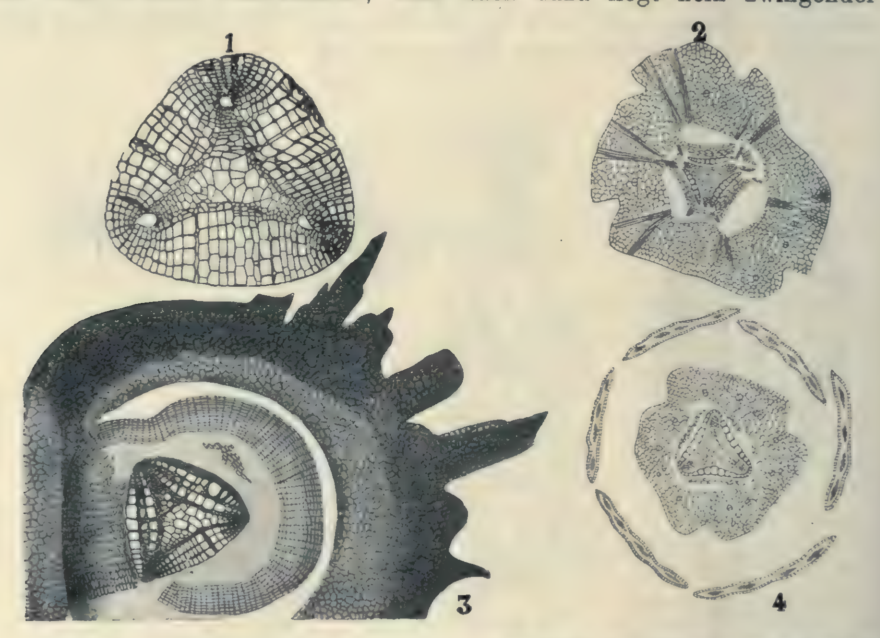


Fig. 348. 1 Sphenophyllum insigne. Querschnitt des Holzteiles eines ziemlich jungen Stengels, das dreieckige primäre Holz zeigend, mit einem das Protoxylem markierenden Kanal, an jeder Ecke rund herum das sekundäre Holz. 3 Sphenophyllum plurifoliatum, Querschnitt durch ein beblätteres Nodium, nach WILLIAMSON. 2 Querschnitt durch ein Nodium, die sich gabelnden Blattbündel zeigend, nach RENAULT. 4 Querschnitt etwas oberhalb des Nodiums, welcher sechs Blätter getroffen hat, nach RENAULT. 2 und 4 von Sphenophyllum quadrifidum.

Grund vor. Mit Recht bemerkt ZEILLER, daß bei *Gentiana asclepiadea* je nach der Lichtintensität und anderen Faktoren die normal gekreuzte Blattstellung zweiteilig wird, indem sich bei solchen plagiotropen Zweigen die Blätter sämtlich in die Ebene des horizontal wachsenden Zweiges einstellen. Was die Nervatur von *Sphenophyllum* anlangt, so war diese dichotom.

Die Verzweigung von *Sphenophyllum* ist noch nicht vollständig bekannt, wohl wissen wir, daß die Zweige lateral standen, daß an einem Knoten nur ein Zweig gebildet wurde, und daß die Insertion der Zweige wahrscheinlich nicht axillar, sondern, wie bei *Equisetum*, zwischen zwei Blättern gelegen war.

Im Stamme treffen wir eine Haplostele an, welche aber auf dem Querschnitt nicht rund, sondern dreieckig ist. Das Protoxylem liegt an den Ecken des Dreieckes, so daß das primäre Xylem zentripetal gebildet wurde.

Wie wir wissen, geschieht dies bei den höheren Gewächsen, z. B. bei den *Dikotylen*, nicht; bei diesen sind die Bündel endarch, das primäre Xylem entsteht also zentrifugal.

Die dreikantige Stele ist ziemlich gleichseitig, die Seiten sind aber nicht gerade, sondern konkav. An jeder Ecke liegen ein oder zwei Protoxylemgruppen, je nach der Art, von diesen gehen die Blattspurstränge aus, welche sich in der Rinde gabeln und die Blätter und deren Segmente versehen.

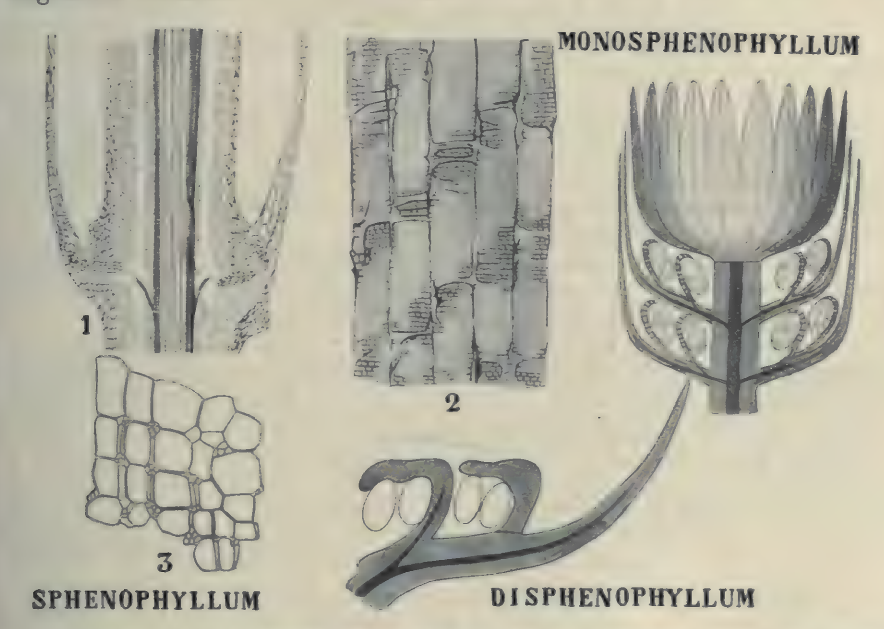


Fig. 349. I. Sphenophyllum quadrifidum. 1 Längsschnitt durch ein Nodium. 3 Querschnitt durch einen Teil des sekundären Holzes, nach RENAULT. II. Sphenophyllum plurifoliatum. 2 Radialschnitt durch einen Teil des sekundären Holzes, nach SCOTT. III. Monosphenophyllum, die Sporophylle zeigend, nach SCOTT. IV. Disphenophyllum, ein Sporophyll, nach SCOTT.

Das primäre Holz besteht ausschließlich aus Tracheiden. Die Form ist deutlich triarch, so daß der *Sphenophyllum*-Stengel in seiner Struktur an eine Wurzel erinnert. Dergleichen Stengel sind sehr selten, wir kennen nur ähnliches in den dünnen Zweigen von *Psilotum*.

In primären *Sphenophyllum*-Stengeln sind nur kleine Phloemreste gefunden worden, welche in den Konkavitäten der Stele lagen.

Die Rinde ist nach innen zu zart-parenchymatisch, außen aber faserig. Den konkaven Seiten des Xylemzylinders gegenüber liegen die Rindengruben, wodurch die drei Rippen des Stengels gebildet werden.

Nur in sehr jungen Stengeln aber ist diese primäre Struktur ersichtlich.

Schon sehr bald tritt Dickenwachstum auf; es wird zwischen dem Xylem und dem Phloem ein Cambium gebildet, das jetzt in zentrifugaler Richtung Holz zu bilden anfängt.

Dieses zentrifugale Holz, das bei den höheren Pflanzen allein vorhanden ist — bei *Gymnospermen* und *Angiospermen* kommt kein zentripetales Holz mehr vor, es hat sich offenbar während der Entstehung unpraktisch erwiesen und ist verschwunden — ist vom primären dadurch verschieden, daß zwischen den Tracheiden schmale Längsplatten parenchymatischen Gewebes entstehen, welche durch niedrige und kurze Querbalken in radialer Richtung verbunden sind, wodurch ein Netzwerk von Holzparenchym gebildet wird.

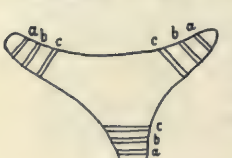
Während des Dickenwachstums geht die dreikantige Form der Stele verloren und eine runde tritt an deren Stelle, indem das Cambiumwachstum zunächst an den den Konkavitäten gegenüberliegenden Stellen am stärksten ist, und der Cambiumring also allmählich rund wird. Es entsteht also schließlich ein veritabler Holzzylinder.

Die Bezeichnungen zentripetales und zentrifugales Holz verlangen einige Präzisierung.

Es ist sofort klar, daß das primäre Holz von *Sphenophyllum* in zentripetaler Richtung entsteht und daß das sekundäre Holz in zentrifugaler Richtung gebildet wird. Werden doch beim ersteren neue Holzelemente den im Protoxylem schon vorhandenen von der Innenseite aufgesetzt, während beim sekundären Holze die Elemente dem primären Holze von außen aufgesetzt werden.

Das schließt aber nicht aus, daß das Cambium das sekundäre Holz ebenfalls zentripetal, an seiner Innenseite, bildet und daß es selber von den von ihm gebildeten Holzringen nach außen geschoben wird.

Wir können uns weiter vorstellen, daß in der primären Stele drei holzbildende Cambien, je eins gegenüber jedem Eckpunkt, vorhanden sind, welche auswärts, also in zentrifugaler Richtung Holz bilden und selber nach innen geschoben werden, also nacheinander die in untenstehender Figur mit a b c bezeichneten Lagen einnehmen.



Wir gelangen also zum Resultat, daß das primäre Holz zentripetal, das sekundäre zentrifugal entsteht, daß aber das Procambium, welches das Metaxylem bildet, zentrifugal Holz bildet, und daß das Cambium, welches das sekundäre Holz bildet, zentripetal Holz erzeugt.

Je nachdem man also das Holz oder das Cambium betrachtet, wechseln die Ausdrücke zentripetal und zentrifugal ihre Bedeutung. Wir werden uns aber an die bloße Tatsache halten und also das Holz betrachten, so daß wir das primäre Holz von *Sphenophyllum* zentripetales, das sekundäre zentrifugales Holz nennen.

Auch die Wurzeln und die Blätter wurden von Renault anatomisch untersucht, die Wurzel war diarch und bildete sekundäres Holz in derselben Weise wie der Stamm; in den Blättern ist die starke Entwickelung des mechanischen Gewebes von Wichtigkeit als eine weitere Andeutung, daß die Pflanzen wohl nicht submers gelebt haben.

Details über die Insertion der Wurzeln sind nicht bekannt; sie scheinen an den Knoten gebildet worden zu sein.

Betrachten wir jetzt einmal die

Fruktifikation.

Die *Sphenophyllen* bildeten terminale Strobili oder solche, welche auf lateralen Kurztrieben standen.

Die Sporophylle waren mehr oder weniger von den Laubblättern verschieden, und die Sporophylle gleicher Insertion waren oft an der Basis verwachsen, wodurch ein schüsselförmiger Kragen um die Strobilusachse entstand, welcher die freien Sporophyllspitzen trug, wie ein verwachsen-blätteriger Kelch die Zipfel.

Die wichtigste Tatsache aber ist die, daß die Sporophylle in ventrale und dorsale Lappen gespalten waren.

Die Ausdrücke dorsal und ventral, welche hier vielfach verwendet werden, sind der alten Nomenklatur der *Phanerogamen*-Blätter entliehen, nach der die nach unten gerichtete Seite, welche die ausspringenden Nerven zeigt, Rückseite heißt. Diese auch da nicht glückliche Bezeichnungsweise will mir hier gar nicht gefallen, und ich will die Lappen denn auch lieber mit Rücksicht auf ihre Stellung zur Achse als adaxiale (innere, ventrale) und abaxiale (äußere, dorsale) bezeichnen.

Meistens sind nun bloß die adaxialen Lappen fertil, die abaxialen sind steril und fungieren als Brakteen.

Wir können nun vier verschiedene Fruktifikationstypen unterscheiden, welche in der Tat so verschieden sind, daß wir wohl annehmen dürfen, daß bisher wenigstens vier Typen zu einem einzigen Genus vereint wurden.

Ich will diese hier als Subgenera oder, wenn man dies vorzieht, auch als Genera unterscheiden und möchte folgende Namen nach der Anzahl der Sporangien im Sporangiophor vorschlagen. Bei

Monosphenophyllum (Fig. 349, III),

wozu *Sph. Dawsonii* und viele andere gehören, sind die abaxialen Lappen deutlich als Brakteen entwickelt und haben an ihrer adaxialen Seite zwei fertile fadenförmige Lappen, welche je ein hängendes Sporangium tragen, daher der vorgeschlagene Name *Monosphenophyllum.*

Bei dieser Art ist die Blattlappennatur des Sporangiophors keineswegs sofort ersichtlich, man würde ihn vielmehr nur für einen langen Sporangiumstiel halten. Daß diese Sporangiophore aber in der Tat Blattlappen sind, zeigt

Disphenophyllum Romerii (Fig. 349, IV)

aus der Kohle von Polen, von SOLMS beschrieben, bei welcher diese Sporangiophore schildförmig sind und je zwei Sporangien tragen. Die Struktur des Strobilus war übrigens der von *Monosphenophyllum* recht ähnlich.

Das Subgenus

Difurcosphenophyllum (Fig. 350, II 1, 2),

wozu das von SCOTT beschriebene *Sph. fertile* gehört, ist interessant, weil die adaxialen und abaxialen Lappen der Sporophylle beide fertil sind.

Es stimmt mit *Disphenophyllum* in den je zwei sporangientragenden schildförmigen Sporangiophoren überein, ist davon aber verschieden durch den Umstand, daß jeder Blattlappen sich handförmig in verschiedene Zipfel teilt und zum Sporangiophor wird. Bei

Tetrasphenophyllum (Fig. 350, III)

treffen wir Sporophylle mit vier Sporangien an, da von ihm aber nur Abdrücke bekannt sind, versteinertes Material aber fehlt, so ist die genaue Insertion noch unbekannt.

Bei allen diesen Untergattungen nun sind, soweit bekannt, die Sporen monomorph, und wenn auch bei *S. Dawsonii* bisweilen nicht unbedeutende Größenverschiedenheiten vorkommen, so müssen wir doch *Sphenophyllum* als ein homospores Genus betrachten.

Ist der Strobilus von *Difurcosphenophyllum* schon kompliziert, so ist er noch weit komplizierter bei der Familie der

Cheirostrobaceen,

von deren einzigem Genus

Cheirostrobus (Fig. 350, IV 1, 2)

wir bis jetzt nur noch den Strobilus und diesen erst in drei Exemplaren kennen; die vegetativen Teile fehlen uns noch.

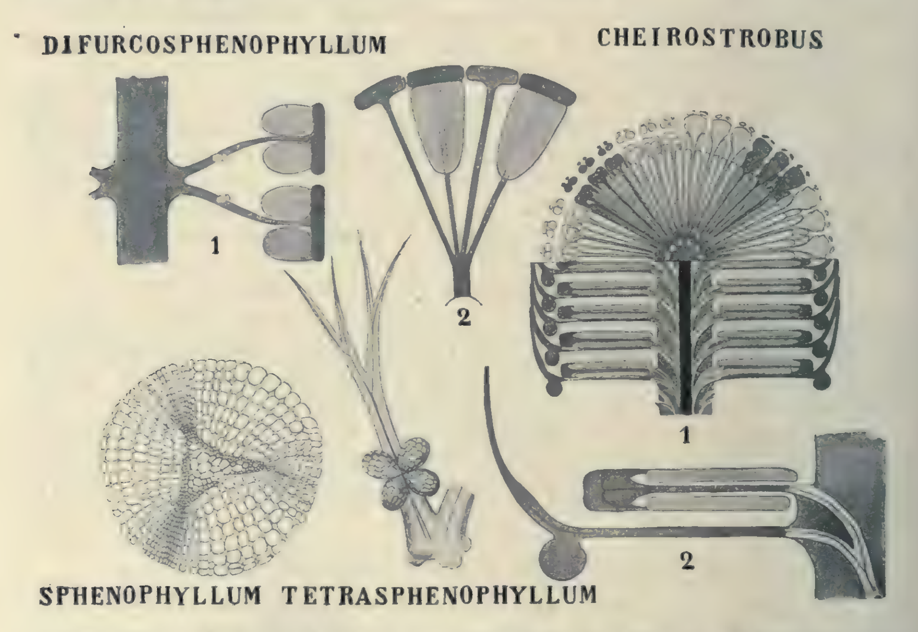


Fig. 350. I. Sphenophyllum spec., Querschnitt eines Stengels mit Dickenwachstum, nach ZEILLER. II. Difurcosphenophyllum fertile (SCOTT) LOTSY. 1 Längsschnitt. 2 Querschnitt eines Teiles des Strobilus. III. Tetrasphenophyllum majus (KIDSTON) LOTSY, Sporophyll, von der adaxialen Seite gesehen. IV. Cheirostrobus Pettycurensis SCOTT. 1 Diagramm des Strobilus. 2 Diagramm eines Längsschnittes des Sporophylls (sämtlich nach SCOTT).

Diese bis 4 cm im Durchschnitt erreichenden, also sehr großen Strobili wurden von SCOTT beschrieben.

Die etwa 7 mm dicke Achse trug zahlreiche superponierte Wirtel von sehr komplizierten Sporophyllen und zwar 11 oder 12 in jedem Wirtel.

Ein jedes Sporophyll besteht aus 6 Segmenten, von diesen sind 3 adaxial und 3 abaxial. Letztere sind steril, erstere zu schildförmigen Sporangiophoren, welche je vier Sporangien tragen, entwickelt. Die Sporangiophore sind langgestreckt, die abaxialen Lappen gestielt, diese tragen an ihrer Unterseite auf der Grenze des horizontalen und des aufrechten Teiles eine Vorwölbung, welche die Sporangien des nächst unteren Sporophylls schützt.

Die Achse ist haplostel, die Stele ist aber nicht, wie bei *Sphenophyllum*, tri-, sondern polyarch.

Von den wohl mit den *Sphenophyllales* verwandten

Pseudoborniales

ist bis jetzt nur ein Genus

Pseudobornia

in der von Nathorst als *Pseudobornia ursina* beschriebenen Art bekannt.

Sie ist zumal interessant wegen ihrer viel größeren Blätter als solche bei den *Sphenophyllales* und *Equisetales* vorkommen. Wir kennen aber leider nur noch Abdrücke, welche im Devon der Bäreninsel, also hoch nördlich, gefunden wurden.



Fig. 351. Pseudobornia ursina, nach Nathorst.

Die Hauptstengel, welche nach Nathorsts Meinung krochen, sind ziemlich groß, sie können bis 10 cm dick werden, wobei aber zu bedenken ist, daß sie beim Abdrücken stark abgeflacht sind und also wohl bedeutend breiter erscheinen, als sie in Wirklichkeit waren.

Der Stengel war gegliedert und verzweigt, die Blätter standen in Wirteln und sind auf den kleineren Zweigen in ihrer natürlichen Stellung gefunden worden. In jedem Wirtel standen vermutlich 4 Blätter, welche ziemlich kompliziert gebaut waren. Jedes Blatt hatte einen kurzen Stiel, und die Lamina ist infolge wiederholter Dichotomie in eine Anzahl von Segmenten geteilt, welche tief fiederspaltig sind, so daß sie fein zerschlitzt erscheinen.

Die Sporophylle bildeten zusammen lange, lockere Aehren; sie waren wirtelig gestellt und sind offenbar als reduzierte Laubblätter zu betrachten.

An der unteren Hälfte eines jeden Sporophylls scheint ein Sporangium gestanden zu haben, aber dessen Insertionsweise ist leider noch unbekannt. Anzeichen möglicher Heterosporie sind vorhanden.

Wie *Pseudobornia* mit den *Sphenophyllalen* oder vielleicht auch mit den *Equisetalen* genau verwandt ist, läßt sich bei dem mangelhaften Materiale nicht sagen; um festzustellen, ob sie den *Sphenophyllalen* oder den *Equisetalen* näher steht, wäre zunächst ein strukturhaltiges Stammstück erforderlich, denn während die *Sphenophyllalen* haplostel oder vielleicht richtiger aktinostel sind, sind die *Equisetales* eustel.

Dreiunddreissigste Vorlesung.

Die Polyciliaten.

I. Die Articulaten.

b) Die Equisetales.

Im Gegensatze zu den *Sphenophyllales* sind die *Equisetales* eustel. In vielen anderen Hinsichten aber sind sie noch von den *Sphenophyllalen* verschieden, und zwar in erster Linie, weil bei ihnen fast ausnahmslos die Blätter zweier aufeinander folgenden Blattwirtel nicht übereinander stehen, wie bei den *Sphenophyllales*, sondern miteinander alternieren.

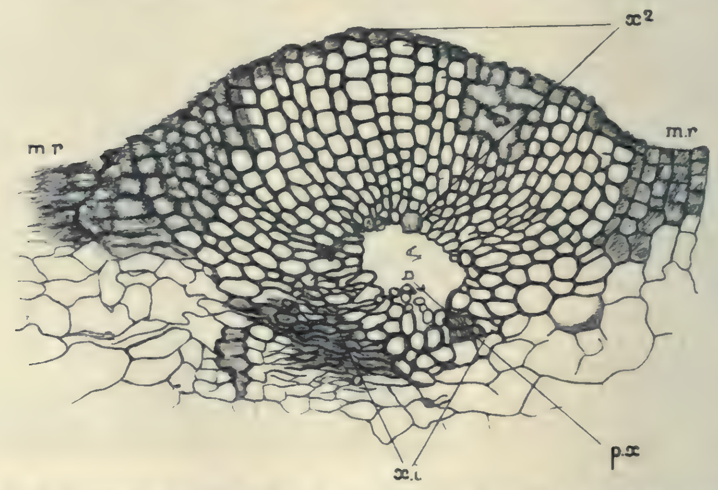


Fig. 352. Querschnitt eines Bündels von Protocalamites pettycurensis, nach einer freundlichst von SCOTT übersandten Zeichnung. px Protoxylem. xi zentripetales Holz. x^2 zentrifugales Holz. mr Markstrahlen.

Bis vor kurzem meinte man, daß zwischen den *Sphenophyllales* und den *Equisetales* eine unüberbrückbare Kluft läge, aber vor kurzem hat SCOTT eine Form beschrieben, welche er vorläufig *Calamites pettycurensis* nennt, für welche ich aber den Namen

Protocalomites pettycurensis

vorschlagen möchte, da sie nach der von SCOTT untersuchten anatomischen Struktur eine primitive Form darstellt, welche mancherlei Anklänge an

die *Sphenophyllales* aufweist. Zwar hat auch *P. pettycurensis* eine Eustele, aber jedes Bündel hat noch einen Bogen zentripetalen Holzes an seiner inneren, d. h. also an der nach dem Marke hingewendeten Seite.

Bei einem gewöhnlichen *Calamites* finden wir an der Innenseite eines jeden Gefäßbündels einen Kanal, welcher an seiner Außenseite die Reste des Protoxylems enthält.

Bei *Protocalamites* hingegen fand SCOTT an der Innenseite dieses Kanals einen Bogen typischer Tracheiden, so daß der Kanal außen und innen von Holz begrenzt ist (vergl. Fig. 352). Diagrammatisch läßt sich dies also in folgender Weise illustrieren (Fig. 353).

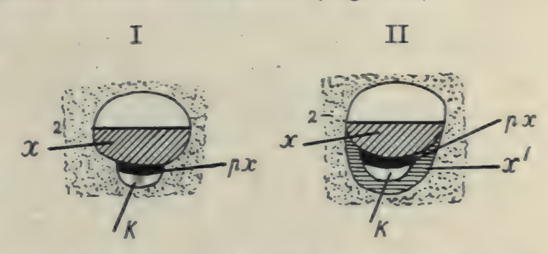


Fig. 353. I Calamites, II Protocalamites. x^2 zentrifugales Holz, px Protoxylem, k Kanal, x^1 zentripetales Holz.

Dieses zentripetale Holz ist also wohl als ein Rest des zentripetalen Holzes der *Sphenophyllales* anzusehen, und so bildet denn in dieser Hinsicht *Protocalamites* einen Uebergang zwischen den *Sphenophyllales* und den *Equisetales*. Schade, daß es uns nicht bekannt ist, ob die Blätter superponiert oder alternierend standen; da wir aber wissen, daß *Archaeocalamites,* ein Genus, bei welchem noch kein zentripetales Holz gefunden wurde, superponierte Blattwirtel hatte, so ist auch in dieser Hinsicht ein Band zwischen den *Sphenophyllalen* und den *Equisetalen* vorhanden. Damit will ich aber keineswegs sagen, daß letztere direkt aus ersteren hervorgegangen sind, ich halte es im Gegenteil für viel wahrscheinlicher, daß sie gemeinsame Ahnen gehabt haben.

Betrachten wir jetzt die *Equisetalen* etwas näher. Von dieser großen Gruppe leben jetzt nur noch einige wenige Arten, sämtlich dem Genus *Equisetum* angehörig und alle dadurch gekennzeichnet, daß sie entweder gar kein oder, und das nur in seltenen Fällen (*Eq. maximum,* CORMACK, Ann. of Bot., Vol. VII, p. 63), nur eine Spur von Dickenwachstum aufweisen. Folglich sind die *Equiseten* der Jetztzeit verhältnismäßig kleine Pflanzen, aus deren perennierenden Rhizomen meistens nur einjährige Stengel hervorsprossen.

Ganz anders in der Kohlenperiode. Damals erreichte diese Klasse ihre Maximalentwickelung, und die jetzigen *Equiseten* sind denn auch wohl nur als degenerierte Nachkommen eines einst mächtigen Stammes zu betrachten.

In den Moorwäldern der Kohlenperiode entwickelten sich riesige *Equisetales,* welche wir unter den Namen *Calamarien* zusammenfassen, welche viele Jahre lebten, ausgiebiges Dickenwachstum zeigten und sich zu 20—30 m hohen Bäumen, bei einem Stammquerschnitt von etwa einem halben Meter, entwickelten. Betrachten wir jetzt einmal einen Repräsentanten dieser Gruppe, das Genus

Calamites.

Da auch hier wieder die verschiedenen Teile erst allmählich gefunden wurden und dadurch ihre Zusammengehörigkeit erst klar wurde, so sind sie auch hier mit verschiedenen Genusnamen belegt worden.

Unglücklicherweise ist unsere Kenntnis in dieser Hinsicht auch jetzt noch sehr unvollständig, so daß wir oft nicht wissen, welche Stammstruktur zu einer bestimmten Fruktifikation oder zu einer bestimmten Art von Zweigen gehört. Ich will hier, als ersten Versuch Ordnung zu schaffen, das System von GRAND'EURY geben, der mehr als irgendein anderer Gelegenheit gehabt hat, die *Calamarien* in situ zu untersuchen, aber ich will sofort hinzufügen, daß ich mich bei den weiteren Besprechungen nicht daran halten werde, da dies bei unseren jetzigen Kenntnissen noch nicht möglich ist. Zweifellos aber ist das GRAND'EURYsche System ein Schritt in guter Richtung.

GRAND'EURY unterscheidet:

I. *Annularia.* Blätter wirtelig gestellt, mehr oder weniger lanzettlich, auf einem Stamme *Calamites*-artiger Struktur von verhältnismäßig geringer Dimension, nicht dicker als etwa 7 cm, inseriert. Die Struktur der feineren Verzweigungen sehr delikat.

Die Fruktifikationen dieser *Annularien* nennen GRAND'EURY und RENAULT *Bruchmannia*, ein Synonym von *Calamostachys*. Es gibt darunter homospore und heterospore Formen.

Nach GRAND'EURYS Meinung waren diese kleinen *Annularien* krautige Wasserpflanzen; wahrscheinlicher ist es aber, daß sie bloß Zweige großer *Calamiten* waren und daß also das Genus *Annularia* keine Existenzberechtigung hat.

II. *Arthropitys*, synonym mit *Calamites;* die feineren Zweige sind als *Asterophyllites* beschrieben worden, die Fruktifikation gewisser Arten als *Palaeostachya gracilis* und von anderen als *Calamostachys,* während wieder andere die Fruktifikation *Macrostachya* nannten.

Da nun, wie gesagt, *Annularia* vermutlich nur aus Zweigen eines *Calamites* bestand, bekommen wir:

A. *Calamites* (syn. *Arthropitys*), ein Sammelgenus, von welchem verschiedene Subgenera Zweige von verschiedenem Habitus trugen, welche als *Annularia* und als *Asterophyllites* beschrieben sind, während sie ebenfalls verschiedene Fruktifikationen trugen, welche als *Calamostachys* (syn. *Bruchmannia*), *Palaeostachya* und *Macrostachya* beschrieben sind, während die Wurzeln als *Astromyleon* bezeichnet werden.

B. *Calamodendron.* Der Stamm anatomisch gut charakterisiert und von *Calamites* verschieden. Die Zweige als *Calamocladus* beschrieben und eine Fruktifikation, welche GRAND'EURY *Calamostachys* nennt, in anderem Sinne aber als bei *Calamites*, nicht synonym mit *Bruchmannia.* Dieser Name *Calamostachys* ist also für die Fruktifikation unbrauchbar, ein neuer aber überflüssig, nachdem die Zugehörigkeit erkannt ist.

Wir kennen dann weiter:

C. *Arthrodendron* (syn. *Calamopitys* WILLIAMSON), anatomisch gut kenntlich.

D. *Archaeocalamites,* durch die fein zerteilten und superponierten Blätter charakterisiert.

E. *Cingularia,* nur in Abdrücken bekannt und von zweifelhafter systematischer Verwandtschaft.

Nehmen wir also alle *Calamarieae* zusammen, deren Stammstruktur anatomisch bekannt ist, so können wir unterscheiden:

I. Reste zentripetalen Holzes vorhanden . . . . . *Protocalamites*
II. Jede Spur centripetalen Holzes verschwunden.
  1. Blätter superponiert und geteilt . . . . . . *Archaeocalamites*
  2. Blätter alternierend und nicht geteilt,
    α) die Markstrahlen bestehen aus gewöhnlichem Parenchym . . . . *Calamites*
    β) die Markstrahlen bestehen vorwiegend aus Prosenchym . . . . *Arthrodendron*
    γ) die Markstrahlen in der Mitte aus Parenchym, an den Seiten aus Prosenchym . . . . . *Calamodendron*

Während *Protocalamites, Archaeocalamites, Arthrodendron* und *Calamodendron* nun, soweit wir wissen, ungefähr das zu sein scheinen, was wir jetzt ein Genus nennen, ist *Calamites* offenbar ein Sammelgenus, bei welchem zwar die Stammstruktur ziemlich einförmig gewesen zu sein scheint, bei deren Repräsentanten aber der morphologische Aufbau, sowie z. B. die Abgüsse der Markhöhlung sehr verschieden waren. Nach diesen Merkmalen hat WEISS folgende Klassifikation entworfen, welche jedoch kaum eine natürliche genannt werden kann, wenn sie auch zur Klassifizierung vegetativer Reste brauchbar ist. Sie ist:

I. *Stilocalamites.* Zweige in geringer Zahl und unregelmäßig gestellt.
II. *Calamitina.* Internodien meistens kurz, Zweige in Wirteln auf bestimmte Nodien beschränkt und oben Internodien, welche kürzer als die übrigen sind. Man findet also in mehr oder weniger regelmäßiger Anordnung abwechselnd kurze und lange Internodien.
III. *Eucalamites.* Zweige an jedem Knoten, in gewissen Fällen bloß einer, in anderen mehrere pro Knoten.
IV. *Archaeocalamites.* Rippen superponiert, nicht alternierend wie bei allen übrigen; Zweige bloß in bestimmten Regionen des Stammes, wo sie an jedem Knoten gebildet werden.

Der Hauptgrund aber, weshalb *Calamites* als ein Sammelgenus betrachtet werden muß, ist der, daß, wenn auch die Anatomie des Stammes ziemlich einförmig war, die Fruktifikationen sehr verschieden aussahen. Deshalb scheint es mir angebracht und am einfachsten, diese Formen nach ihren Fruktifikationen zu benennen und die Genera *Calamostachys* (syn. *Bruchmannia*), ***Palaeostachya*** und ***Macrostachya*** zu unterscheiden. Sie alle hatten die gleiche, dem Sammelgenus *Calamites* eigene Stammstruktur, und da diese die einfachste der *Calamarieae* war, wollen wir unsere Besprechungen mit dem Sammelgenus

Calamites,

und da dieses meistens in der Form von Abgüssen der Markhöhle erhalten geblieben ist, mit der Besprechung solcher Abgüsse anfangen.

Diese Abgüsse zeigen große Aehnlichkeit mit flachgedrückten *Equisetum*-Stämmen, und es liegt auf der Hand, die darauf vorhandenen Rippen für die Rippen zu halten, welche wir an der Oberfläche eines *Equisetum*-Stengels sehen.

Das sind sie aber nicht, es sind im Gegenteil Abgüsse der inneren Oberfläche des Holzes, welches an die Markhöhle grenzte. In einigen

Fällen sind aber Abdrücke von der Außenseite des Stammes erhalten, sowie von den Blättern und Fruktifikationen, auch solche von Rhizomen und Wurzeln, so daß wir uns untenstehendes Bild eines *Calamites* s. l. machen können.

Die *Calamiten* waren größere oder kleinere Holzgewächse, welche mittels eines zugespitzten Stengelstückes oder Rhizoms vertikal im Boden befestigt waren (Fig. 354, 5) und an den Knoten dieses Rhizoms wirtelig gestellte Wurzeln trugen. In anderen Fällen aber war das Rhizom nicht, wie das der Fig. 354, 5, senkrecht im Boden befestigt und unverzweigt, sondern mehr oder weniger gebogen und sympodial verzweigt, verlief offenbar mehr oder weniger horizontal und sandte an verschiedenen

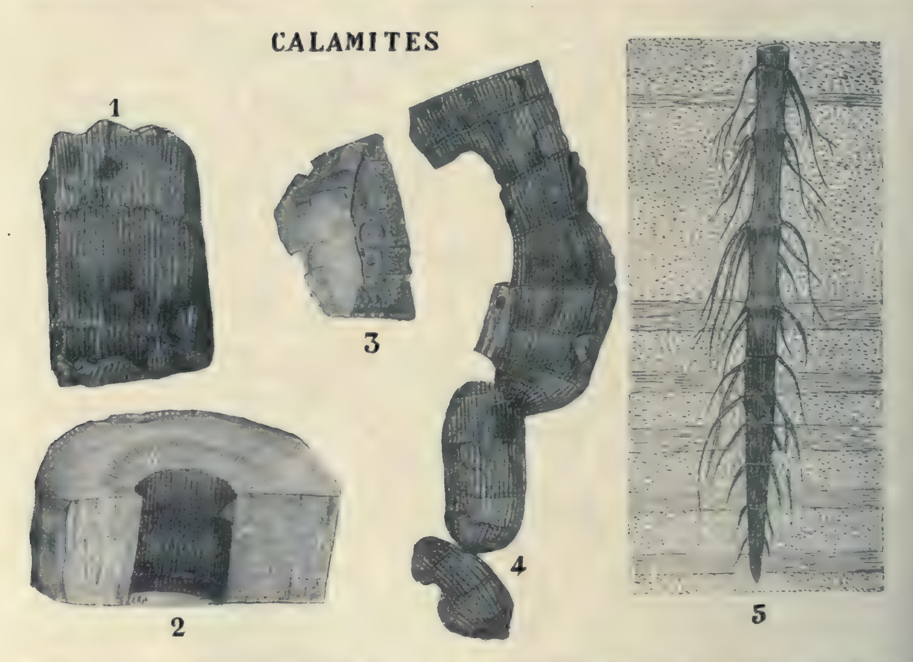


Fig. 354. 1 Calamites Suckowi, Abguß der Markhöhle nach einem Exemplar aus der Staatsmine Wilhelmina in Niederl. Limburg. 2 Die Hälfte einer Stammscheibe von Calamites spec., nach Schenk. 3 Abdruck der Epidermis von Calamites varians var. insignis nach einem Exemplar aus Heerlen. 4 Rhizom von Calamites spec., nach Seward. 5 Rhizom von Calamites spec., nach Grand'Eury.

Stellen Stengel über den Boden, wie unsere jetzigen *Equiseten*. Die große Dicke des Rhizoms läßt sie am besten mit den Rhizomen von *Bambusa* vergleichen (Fig. 354, 4). Die Wurzeln, welche diesen Rhizomen entsprangen, hatten eine sehr stark schwammige Rinde, was uns zu der Meinung veranlaßt, die *Calamiten* seien Moorpflanzen gewesen. Die Stämme waren mehr oder weniger verzweigt. Wir können dabei zwei Arten von Zweigen unterscheiden: dicke, mit stark zugespitzter Basis, welche oft sogar dicker als der Stengel waren, dem sie entsprangen (Fig. 355, 1) und dünnere (Fig. 355, 2), welche oft in großer Zahl einem Wirtel angesetzt waren.

Letztere abortierten oft, was daraus hervorgeht, daß ihre Basis oft gänzlich von sekundärem Holze eingeschlossen ist. Vielleicht waren dies

Zweige von kurzer Lebensdauer, wie die nadeltragenden Kurztriebe einer *Pinus.* Die dicken Zweige, die Langtriebe also, verzweigten sich wiederholt, und so entstanden die dünnen Blätter tragenden Seitenzweige (Fig. 355, 3); zwar hat auch der Hauptstamm Blätter getragen, aber diese waren reduziert und funktionslos.

Was die Blätter der *Calamiten* betrifft, so waren sie ausnahmslos wirtelig gestellt und pfriemenförmig oder lanzettlich (Fig. 356, 2, 4, 5).

Die Blätter waren einfach und enthielten nur je ein Gefäßbündel; bei einigen Arten waren sie vielleicht ganz frei, bei anderen aber in der Weise der jetzigen *Equiseten* an ihrer Basis zu einer zusammenhängenden Scheide verbunden (Fig. 356, 3), wenn auch die freien Zipfel viel größer als bei *Equisetum* waren.

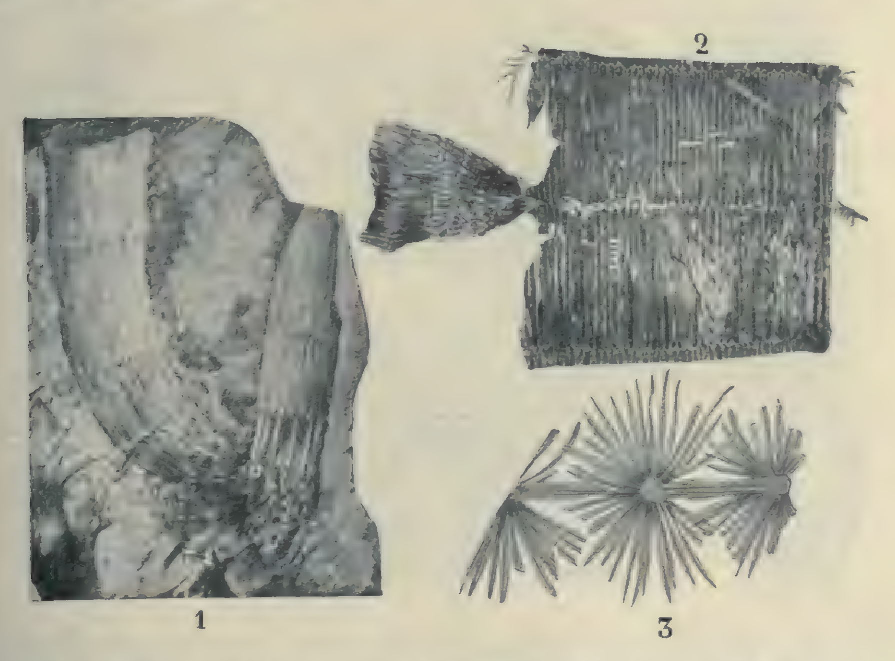


Fig. 355. 1 Calamites Suckowi, Verzweigung, nach Scott; der Zweig dicker als der Hauptstamm. 2 Idem von Calamites Suckowi, nach Stur, der Zweig viel dünner als der Hauptstamm. 3 Blätter (Annularia stellata) von Calamites, nach Weiss.

Infolge des Dickenwachstums wurden solche Scheiden aber sehr oft zerrissen, wodurch also wieder sekundär, anscheinend vom Anfang an, freie Blätter entstanden.

Die Fruktifikationen hatten die Form von Aehren (Fig. 356, 1), welche äußerlich denen von *Equisetum* ähnlich waren, nur daß die Strobili oft zu Infloreszenzen (Fig. 356, 1) vereinigt waren. Isospore und heterospore Formen sind bekannt. Nachdem wir also eine allgemeine Einsicht in den Aufbau eines *Calamites* erhalten haben, können wir diese charakterisieren als verschiedentlich verzweigte *Equiseten* mit Dickenwachstum, besser entwickelten Blättern und bisweilen zu Infloreszenzen vereinigten Strobili.

Wir wollen jetzt die verschiedenen Teile, soweit deren Struktur bekannt ist, einmal näher betrachten. Fangen wir dazu mit der

Anatomie des *Calamites*-Stammes

an. Sehr junge *Calamites*-Stämme mit Struktur sind selten. Bei ihnen ist das Mark noch heil, sehr bald aber entsteht darin eine Höhle, welche größer und größer wird, so daß der Stengel schließlich, wie bei ***Equisetum***, hohl war.

Nur wenige Stämmchen, bei welchen Dickenwachstum noch nicht eingetreten war, sind erhalten geblieben; auch ist die Rinde meistens verschwunden.

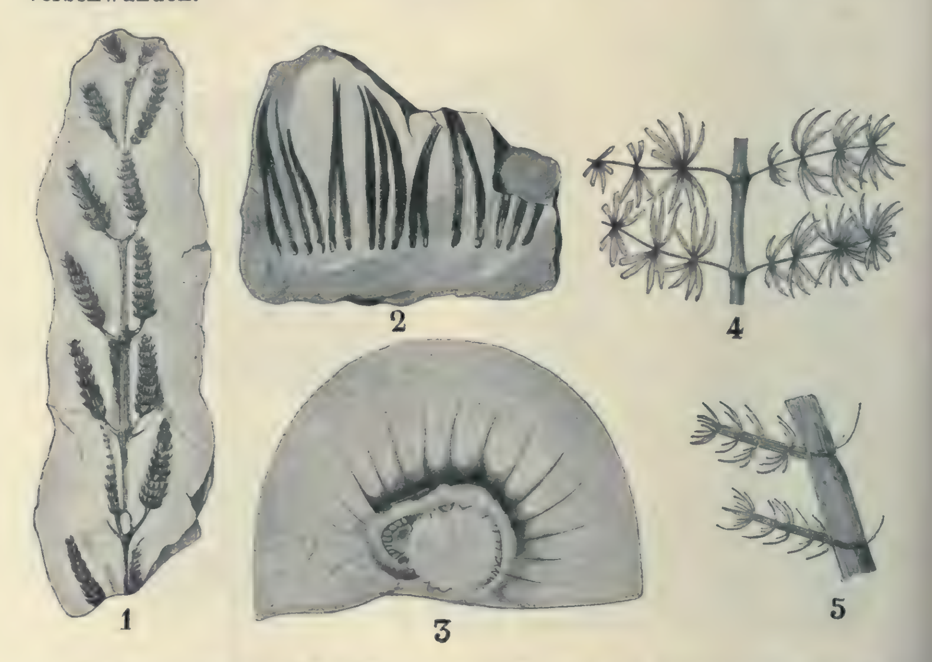


Fig. 356. Blätter und Fruktifikation von Calamites. 1 Palaeostachya pedunculata (Fruktifikation), nach WILLIAMSON. 2 Blätter von Calamites spec., nach WEISS. 3 Blattscheide und freie Enden der Blätter von Calamites spec., nach SCOTT. 4 Asterophyllites (Blätter von Calamites spec.), nach POTONIÉ. 5 Dasselbe.

Wir wissen nun, daß bei unseren rezenten ***Equiseten*** die Gefäßbündel in eigentümlicher Weise sich ausbilden.

Die Initialen entstehen in gewohnter Weise und differenzieren das Protoxylem am weitesten nach innen, das Protophloem am weitesten nach außen.

Während der Bildung des Metaxylems aber wird das Protoxylem zerrissen, wodurch an der Innenseite des normal kollateralen Bündels eine Röhre entsteht, der sogenannte karinale Kanal, in welchem noch während kürzerer oder längerer Zeit der Wand anhängende Reste der Protoxylemtracheide sichtbar bleiben.

Genau solche Kanäle finden wir nun bei *Calamites* (Fig. 357, 1, 4), und auch darin lagen Protoxylemreste (Fig. 357, 5), während an deren Außenseite die kollateralen Gefäßbündel lagen.

Das Phloem, welches an der Außenseite des Xylems lag, ist meistens nicht zu differenzieren, aber in sehr schön verkieselten Stücken konnte RENAULT nachweisen, daß es aus Siebrohren (Fig. 357, 2) bestand, mit lateralen Siebplatten, etwa in der Weise wie bei *Pteris aquilina*, und aus parenchymatischen Elementen. Sehr bald aber tritt zwischen dem Xylem und Phloem eine Cambiumschicht auf (Fig. 357, 6), und das Dickenwachstum fängt an. Zwischen den Bündeln liegen ziemlich breite primäre Markstrahlen.

Die primäre Rinde ist von einer Epidermis bedeckt und besteht selbst aus zwei Gewebeschichten, von denen die innere aus dünnwandigem Parenchym aufgebaut ist, von welcher gewisse Zellen eine dichte schwarze

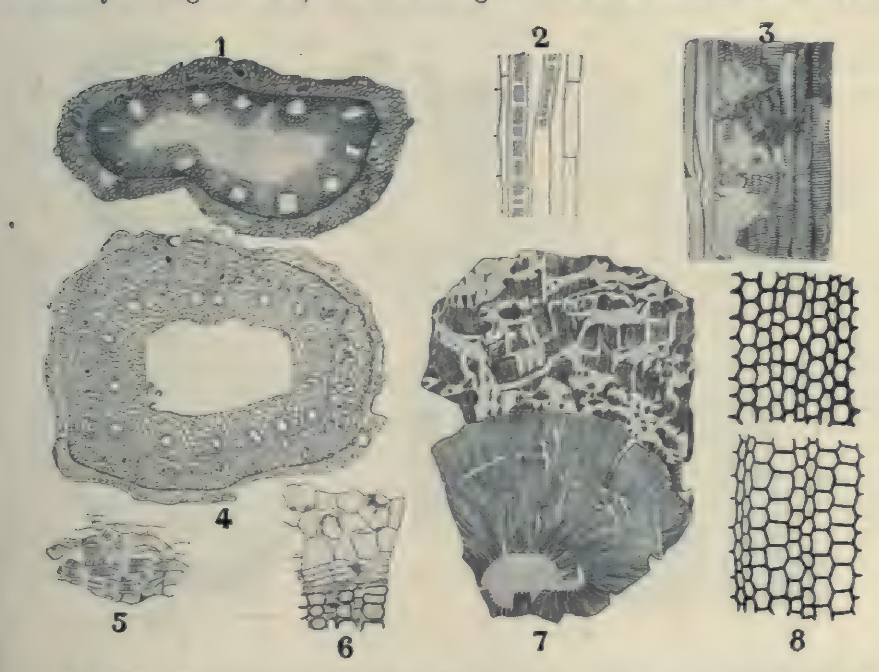


Fig. 357. Stammstruktur von Calamites. 1 Calamites spec. Querschnitt durch einen sehr jungen Stamm, die primäre Struktur zeigend, nach WILLIAMSON und SCOTT. 2 Phloemelemente von Calamites spec., nach RENAULT. 3 Radialschnitt durch das primäre Holz, nach WILLIAMSON und SCOTT. 4 Querschnitt durch einen jungen Calamites-Stamm. Die großen in einem Kreis angeordneten Lücken sind die Karinalkanäle, nach SEWARD. 5 Karinalkanal, Protoxylemreste enthaltend, nach WILLIAMSON und SCOTT. 6 Aeußere Xylemelemente und Cambium, nach WILLIAMSON und SCOTT. 7 Querschnit durch einen dicken Calamites-Stamm; von außen nach innen Rinde, sekundäres Holz, Mark. 8 Oben Peridermzellen, unten Xylem und Medullarstränge, beide nach SEWARD.

kohlige Masse enthalten und vielleicht Drüsenzellen gewesen sind. Die äußere Zone besteht aus kleineren und dickwandigeren Zellen.

In einzelnen Fällen finden wir in dieser Zone regelmäßige Streifen von Faserzellen, durch parenchymatische Streifen getrennt, wodurch dieselbe mechanische Anordnung wie bei den rezenten *Equiseten* entsteht.

Anatomisch ist also *Calamites* nur ein Equisetum mit Dickenwachstum, von welchem *Equisetum maximum* noch die letzten Reste zeigt.

Daß in den karinalen Kanälen das Protoxylem an der Innenseite (Fig. 357, 3) am stärksten desorganisiert ist, zeigt uns, daß das primäre

Holz streng zentrifugal gebildet wurde, denn wir wissen, daß die Zerreißung am stärksten ist an den Stellen, wo die Tracheen bereits differenziert waren, bevor Längenwachstum eintrat. Sie wurden also zunächst an der Innenseite angelegt, später mehr auswärts, die Entwickelung ist also rein zentrifugal.

Was nun das Dickenwachstum betrifft, so findet in der Rinde eine enorme Entwickelung von Periderm statt, so daß dicke Korkschichten entstehen. Die Stämme der großen *Calamiten* müssen also eine echte Borke gehabt haben wie unsere Waldbäume, die aber dicker war als diejenige, welche die meisten der letzteren heute besitzen (Fig. 357, 7). Bevor wir nun schließen, daß die primäre Struktur eines *Calamites*

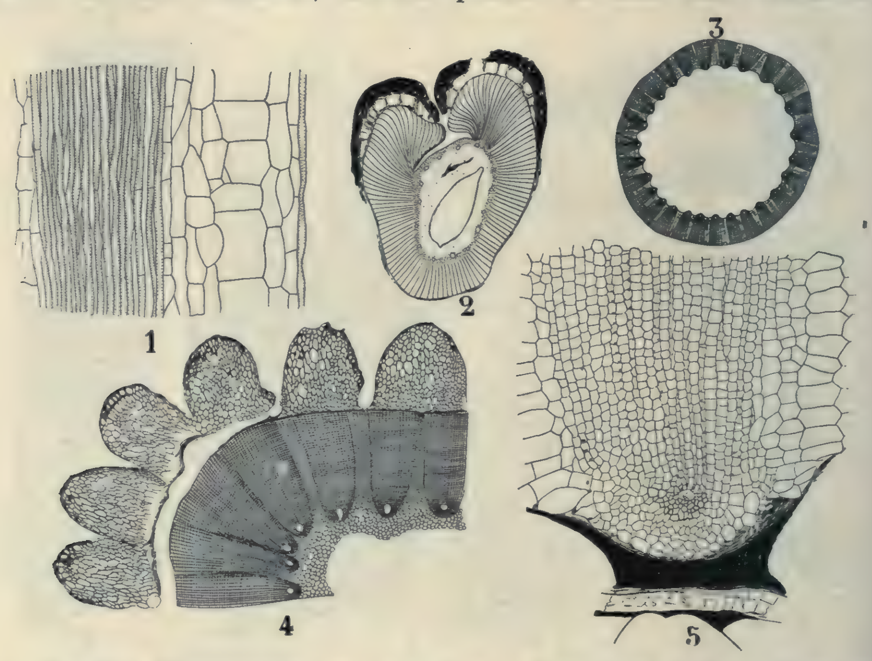


Fig. 358. Dickenwachstum von Calamites. 1 Tangentialschnitt in der Nähe der Innenseite des Holzes von Calamites spec., nach SEWARD. 2 Diagramm des Querschnittes eines Calamites-Stammes mit Callusbildung, nach SEWARD. 3 Querschnitt eines Calamites-Stammes, die Medullarstränge und das Xylem zeigend, nach WILLIAMSON. 4 Querschnitt in der Nähe eines Knotens, die ausspringenden Blattbasen zeigend, nach SCOTT. 5 Querschnitt durch den Stamm von Calamites communis BINNEY mit einem Stigmariaähnlichen Anhange, nach SEWARD.

dieselbe wie die eines rezenten *Equisetums* war, müssen wir sehen, wie es mit dem Gefäßbündelverlauf stand.

Im allgemeinen ist dieser nun in der Tat wie bei *Equisetum*, wenn auch bisweilen komplizierter. Aber die Entdeckung GWYNNE-VAUGHANS (Ann. of Bot., Vol. XV, 1901), daß der Xylemteil des *Equisetum*-Bündels nicht, wie bei den *Phanerogamen*, als Ganzes in das Blatt eintritt, sondern sich in drei Xylemstränge spaltet, von denen nur einer in das Blatt eintritt, während die anderen sich wieder mit dem Stammbündel vereinigen, macht eine erneute Untersuchung des Gefäßbündelverlaufes nötig. Diese Untersuchung kann recht interessant sein, da GWYNNE-VAUGHAN in den beiden nicht in ein Blatt eintretenden Xylemsträngen Reste eines ehe-

maligen zentripetalen Holzes sehen zu dürfen meint. Wie die Resultate einer solchen Untersuchung nun auch ausfallen mögen, so glaube ich doch, daß wir wohl sagen können, daß sie der großen Uebereinstimmung im Aufbau des *Calamites*-Stammes und des *Equisetum*-Stengels keinen Abbruch tun wird.

Beim Dickenwachstum entstehen keilförmige Holzstücke, deren schmale Seite nach innen gerichtet ist (Fig. 358, 3, 4). Dadurch werden die primären Markstrahlen nach außen schmäler. Diese Markstrahlen sind an der Innenseite konkav (Fig. 358, 3) infolge ihrer, mit den Xylemteilen verglichen, weniger resistenten Struktur. Diese regelmäßig wellige Innenfläche der Markhöhle erklärt, weshalb die Abgüsse derselben so regelmäßige Rippen und Gruben haben. Die Rippen auf den Abgüssen geben also die Stellen an, wo sich ehemals die Markstrahlen befanden, die Gruben korrespondieren mit den Xylemteilen. Die primären Markstrahlen bestehen bei *Calamites* aus Parenchym; sekundäre, schmale, nur eine Zelle breite Markstrahlen treten in großer Zahl zwischen den Tracheen des sekundären Holzes auf (Fig. 357, 8).

Die Form der primären Markstrahlen ändert sich mit dem Wachstum der Xylemteile, nur selten reichen sie noch längere Zeit bis an die Peripherie der Holzzone, oft werden sie schon sehr bald von den heranwachsenden Xylemteilen eingeschlossen, und es entsteht ein ununterbrochener Holzzylinder, welcher sich auch durch Verholzung der Markstrahlen infolge der Bildung interfaszikularen Cambiums bilden kann.

Die Tracheen der *Calamiten* waren wahrscheinlich Tracheiden, nicht echte, durch Zellfusionen entstandene Gefäße. Im sekundären Holze sind die Tüpfel auf die radialen Wände beschränkt (Fig. 358, 1). Ihre Anordnung war der im rezenten *Coniferen*-Holze ganz ähnlich.

Nicht uninteressant ist die Beobachtung SEWARDS, daß die *Calamiten* ihre Wunden in derselben Weise wie unsere Bäume, mittels Callusbildung heilten (Fig. 358, 2).

Betrachten wir jetzt einmal die Struktur der

Calamites-Blätter.

Diese sind auf dem Querschnitt nach den Untersuchungen von HICKS fast dreieckig (Fig. 359, 1), in der mit einer Cuticula bedeckten Epidermis sind Stomata vorhanden (Fig. 359, 6), von dem zentralen Gefäßbündel, das von einer deutlichen Scheide umgeben ist, strahlen palisadenartige Mesophyllzellen nach der Peripherie aus (Fig. 359, 1), welche jedoch durch ziemlich große Intercellularräume getrennt sind (Fig. 359, 4). Dadurch wird das Ganze mehr oder weniger schwammig und hatte offenbar eher eine hygrophile als eine xerophile Struktur. Auch in den allerdings nicht sehr schön erhaltenen Spaltöffnungen sind keine Eigenschaften bemerkbar, welche auf Xerophilie hindeuten.

Schreiten wir jetzt zur Betrachtung der

Wurzeln,

welche von WILLIAMSON als *Astromyleon*, von CASH und HICK als *Myriophylloides* beschrieben wurden.

Sie sind von den Stengeln dadurch verschieden, daß bei ihnen das Mark bestehen bleibt (Fig. 360, 3) und in der Rinde große Luft-

räume vorhanden sind. Die Stele ist eine typisch tetrarche Aktinostele (Fig. 360, 2). Um das Phloem herum liegen zwei Schichten, deren Zellen stets in denselben Radien liegen und nicht, wie meistens der Fall, alternieren. Sie können also kein gewöhnliches Pericykel und Endodermis sein, sondern sind offenbar aus einer Mutterschicht entstanden und also mit der doppelten Endodermis oder dem Phloeoterma von *Equisetum* vergleichbar: Wir haben da also einen weiteren Punkt von Uebereinstimmung mit diesem Genus.

Daß wir es mit echten Wurzeln zu tun haben, geht aus dem endogenen Ursprung dieser Organe hervor (Fig. 358, 5).

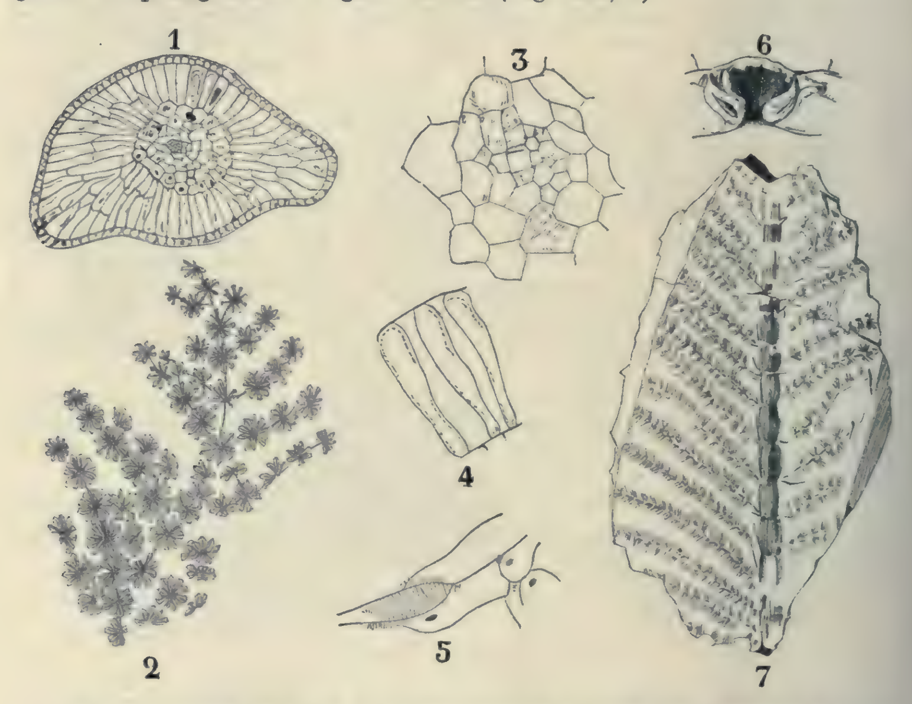


Fig. 359. Calamites-Blätter. 1 Querschnitt eines Blattes, nach SEWARD. 2 Annularia sphenophylloides, nach SEWARD. 3 Gefäßbündel aus einem Blatte von Calamites, mit wenigen kleinen Tracheiden, nach SEWARD. 4 Palisadenzellen mit Intercellularräumen, nach SEWARD. 5 Tracheiden mit einigen Parenchymzellen, nach SEWARD. 6 Spaltöffnung, nach SEWARD. 7 Calamocladus equisetiformis, nach SEWARD.

Dickenwachstum findet so ziemlich in derselben Weise wie im Stengel statt, eine Wurzel ist aber leicht von einem Stamme zu unterscheiden durch das Fehlen der Karinalkanäle (Fig. 360, 4). Das Protoxylem bleibt hier bestehen, und das Metaxylem ist, wie dies bei Wurzeln üblich, in zentripetaler Richtung entwickelt. Wir finden also von innen nach außen in einer *Calamites*-Wurzel, welche Dickenwachstum zeigt, die Tracheiden des Protoxylems, das zentripetale Metaxylem und zentrifugales sekundäres Xylem.

Nachdem wir nun im allgemeinen die Anatomie der verschiedenen vegetativen Teile des Sammelgenus *Calamites* kennen gelernt haben, wollen wir die verschiedenen Genera, welche wir nach ihren Fruktifikationen unterscheiden können, behandeln.

Fangen wir mit

Calamostachys

an. Wir haben hier Strobili, welche aus alternierenden Wirteln von Brakteen bestehen, so daß auf dem Längsschnitt (Fig. 361, 1) in dem einen Wirtel (Fig. 361, 1 bei A) die aufrechten Spitzen der Brakteen sichtbar sind, in dem nächsten (Fig. 361, 1 bei B) nicht. Zwischen je zwei Brakteenwirteln steht in ungefähr halber Höhe ein Wirtel von schildförmigen Sporangiophoren (Fig. 361, 1), welche je vier Sporangien tragen (Fig. 361, 2, 4).

Es wechseln also Wirtel von Sporophyllen mit Wirteln von Brakteen ab. Während aber aufeinanderfolgende Brakteenwirtel alternieren,

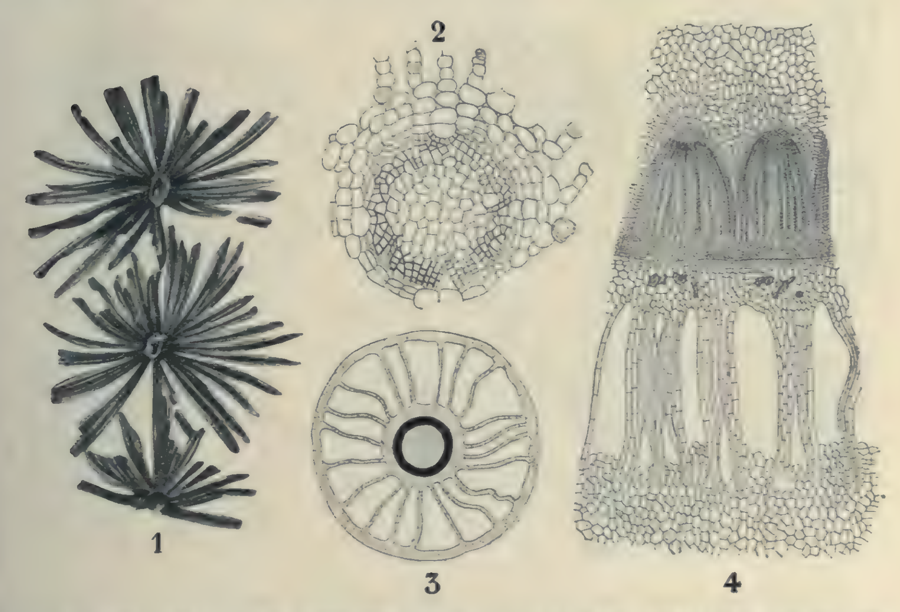


Fig. 360. Calamites-Blätter und -Wurzeln. 1 Annularia stellata (Blätter), nach SEWARD. 2 Stele einer Wurzel von Calamites spec., nach WILLIAMSON und SCOTT. 3 Diagramm des Querschnittes einer jungen Calamites-Wurzel, nach HICK. 4 Querschnitt einer dicken Wurzel, nach RENAULT.

sind die Sporophylle alle superponiert. Die Brakteenwirtel bestehen meistens aus doppelt so vielen Brakteen als es Sporophylle in einem Wirtel derselben gibt, bisweilen aber ist ihre Zahl nicht so groß.

Die Brakteen können entweder frei oder an der Basis verwachsen sein.

Einige Arten, z. B. *C. Binneyana*, sind homospor (Fig. 361, 3), andere, wie *C. Casheana*, heterospor (Fig. 361, 4).

Das zeigt wohl zur Genüge, daß die Species in der Paläontologie eher als Genera denn als Species in modernem Sinne betrachtet werden müssen. Zweifellos würden wir also das Genus *Calamostachys* bei vollständiger Kenntnis in wenigstens zwei Genera zerlegen müssen.

Vergleichen wir nun *Calamostachys* mit irgendeinem *Sphenophyllum* s. l., so sehen wir sofort einen wichtigen Unterschied darin, daß hier die fertilen Wirtel von den sterilen entfernt inseriert sind, so daß es fast unmöglich erscheint, die Sporangiophoren und die Brakteen

als zwei Lappen desselben Sporophylls zu betrachten, von denen der adaxiale fertil, der abaxiale steril ist. Der Gefäßbündelverlauf zeigt jedoch, daß guter Grund dazu vorliegt.

Wenn Sporangiophoren und Brakteen hier unabhängige Organe wären, würde man erwarten, daß das in das Sporangiophor eintretende Bündel etwa in halber Höhe zwischen zwei Brakteenkreisen aus der Achse entspränge, es ist dies aber nicht der Fall, das Gefäßbündel des Sporangiophors entspringt, wie RENAULT 1896 nachwies, in dem Knoten, auf welchem der nächst untere Brakteenwirtel inseriert ist. Aller Wahrscheinlichkeit nach sind also die Sporangiophoren in der Tat so wie bei *Sphenophyllum* adaxiale Lappen eines Sporophylls, dessen abaxiale Lappen

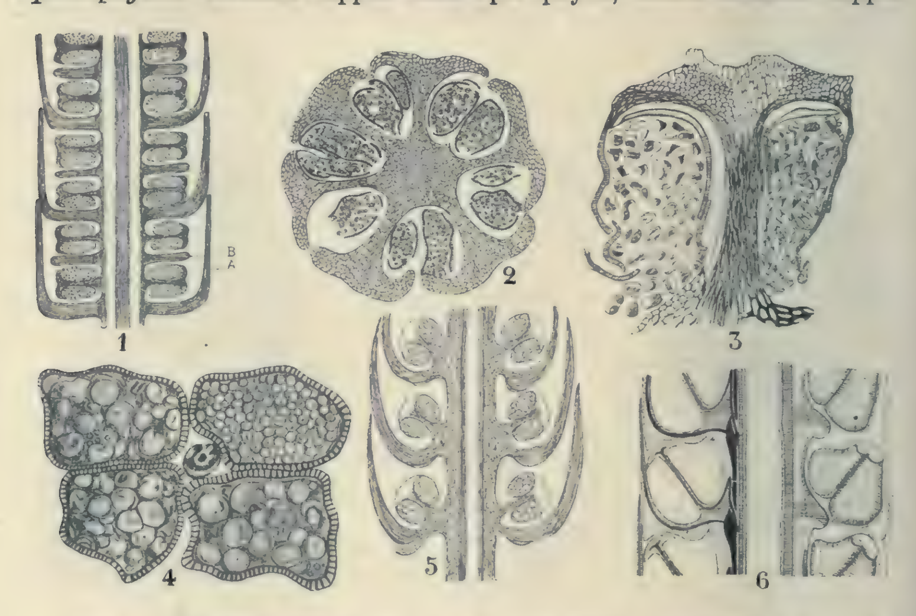


Fig. 361. Fruktifikationen von Calamiten, nach SCOTT und HICKLING. I. Calamostachys Binneyana. 1 Längsschnitt des Strobilus. 2 Querschnitt desselben in der Höhe eines Sporangiophorenwirtels. 3 Längsschnitt eines Sporangiophors. II. Calamostachys Casheana. 4 Querschnitt durch den Stiel eines Sporangiophors und dessen Sporangien mit drei Makro- und einem Mikrosporangium. III. Palaeostachya. 5 Längsschnitt eines Strobilus, die axilläre Stellung der Sporangiophoren zeigend. 6 Idem, den Gefäßbündelverlauf zur Schau tragend.

zu Brakteen geworden sind, aber dieser adaxiale Lappen ist durch interkalares Wachstum der Strobilusachse emporgehoben.

Daß in der Tat die Sporangiophore sekundär emporgehoben sind, scheint auf dem ersten Blick

Palaeostachya

zu beweisen, wo diese axillär stehen (Fig. 361, 5), und also eine Annäherung an die Strobili der *Sphenophylla* vorzuliegen scheint. Dennoch ist das nicht der Fall. HICKLING wies nach, daß diese Stellung der Sporangiophoren hier offenbar eine sekundäre ist.

Zwar entspringt hier, so wie bei *Calamostachys*, das in den Sporangiophor eintretende Gefäßbündel demselben Knoten, auf welchem die

Brakteen inseriert sind, aber, ebenfalls wie bei *Calamostachys*, läuft dieses Gefäßbündel bis zur halben Höhe des nächsten Brakteenwirtels in der Achse des Strobilus hinauf und biegt dann mit einem scharfen Knick (Fig. 361, 6 links) nach unten, um in den niedriger inserierten Sporangiophor einzutreten.

Wahrscheinlich hat also hier der Sporangiophor ursprünglich wie bei *Calamostachys* gestanden und hat sich nachträglich wieder der nächst unteren Braktee genähert.

Vermutlich ist also *Palaeostachya* nicht als ein Bindeglied zwischen *Sphenophyllales* und *Calamostachys* zu betrachten, sondern als eine aus *Calamostachys* hervorgegangene Form, welche zur Stellung der Sporangiophoren, wie diese bei den *Sphenophyllen* war, zurückzukehren versuchte.



Fig. 362. 1 Archaeocalamites radiatus, nach STUR. 2 Ein Blatt desselben, nach STUR. 3 Asterocalamites scrobiculatus, nach STUR. 4 Asterocalamites equisetiformis, nach STEININGER.

Macrostachya

ist ein heterospores *Calamiten*-Genus, dessen Struktur noch unbekannt ist.

Von den übrigen *Calamarieae*-Genera bietet, mit Ausnahme von *Archaeocalamites*, keines Besonderheiten von solcher Wichtigkeit, daß sie hier besprochen werden müssen, und da wir uns auf das Notwendige zu beschränken gezwungen sind, sei hier also nur noch

Archaeocalamites

besprochen. *Archaeocalamites* nähert sich durch das Fehlen von Brakteen in seinen Strobili den *Equiseten*, weicht aber von diesem Genus durch seine superponierten Blattwirtel und durch seine zerschlitzten Blätter (Fig. 362, 1) bedeutend ab.

Die Stammstruktur ist, von den superponierten Rippen abgesehen, so ziemlich die eines *Calamites*.

Die Wirtel des Strobilus sind ebenfalls superponiert, jeder besteht aus 8—10 schildförmigen Sporophyllen, welche in derselben Weise wie bei den *Equiseten* je vier Sporangien tragen.

Trotz seines hohen Alters (unteres Karbon) steht *Archaeocalamites* in dieser Hinsicht *Equisetum* also näher als *Calamostachys* oder *Palaeostachya*.

Ein Genus zweifelhafter Verwandtschaft bleibt bis jetzt

Cingularia.

Wir kennen *Cingularia* nur noch in Abdrücken, strukturhaltige Reste sind noch nicht gefunden worden.

Der Stamm hatte den gewöhnlichen *Calamarien*-Habitus, war gegliedert und trug anscheinend superponierte Blattwirtel, also so wie *Archaeocalamites* (Fig. 362, 1).

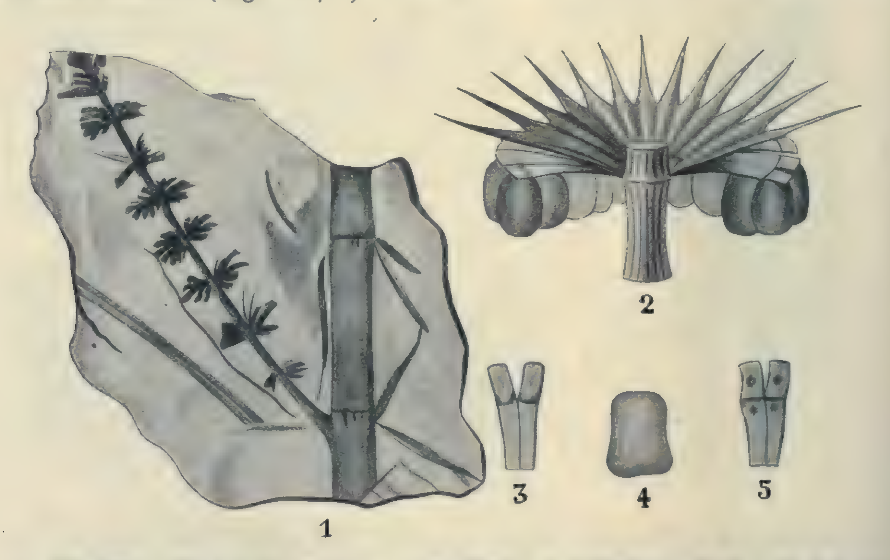


Fig. 363. Cingularia typica, nach Weiss. 1 Beblätterter Zweig mit lockerer Aehre. 2 Diagramm eines Brakteenwirtels aus der Aehre. 3, 5 Sporangiophoren, 3 von oben, 5 von unten gesehen. 4 Sporangium.

Die Fruktifikationen waren lange, sehr lockere Strobili mit weit entfernt gestellten Blattwirteln.

Weiss hat gemeint feststellen zu können, daß jeder Wirtel doppelt und daß der obere steril, der untere fertil war und vier Sporangien in der in Fig. 363, 2 und 5 angegebenen Weise trug.

Wir würden hier also genau den umgekehrten Fall wie bei *Sphenophyllum* vor uns haben, nämlich ein Fertilwerden des abaxialen und ein Sterilsein des adaxialen Blattlappens. Lignier bemerkt aber, daß, abgesehen von dem Umstand, daß bei *Cingularia* die Sporangiophoren nicht schildförmig sind, diese Fruktifikation von *Calamostachys* abgeleitet werden kann unter der Annahme, daß der Sporangiophor noch weiter als dort nach oben geschoben ist, nämlich so weit, bis er an den nächst höheren Brakteenwirtel anstößt. Die unter einem Brakteenwirtel inserierten Sporangiophoren würden also nicht diesem Wirtel, sondern

dem nächst unteren, und die Sporangiophoren auch bei *Cingularia* dem adaxialen Blattlappen angehören. Wie weit diese Ansicht richtig ist, würde nur der Gefäßbündelverlauf zeigen können.

Gehen wir jetzt zur Besprechung der noch lebenden Familie der

Equisetaceae

mit dem einzigen Genus

Equisetum

über. Von Formen aus früheren Zeiten, welche vermutlich zu diesem Genus gehörten, will ich nur *Equisetites* nennen, der z. B. im Jura

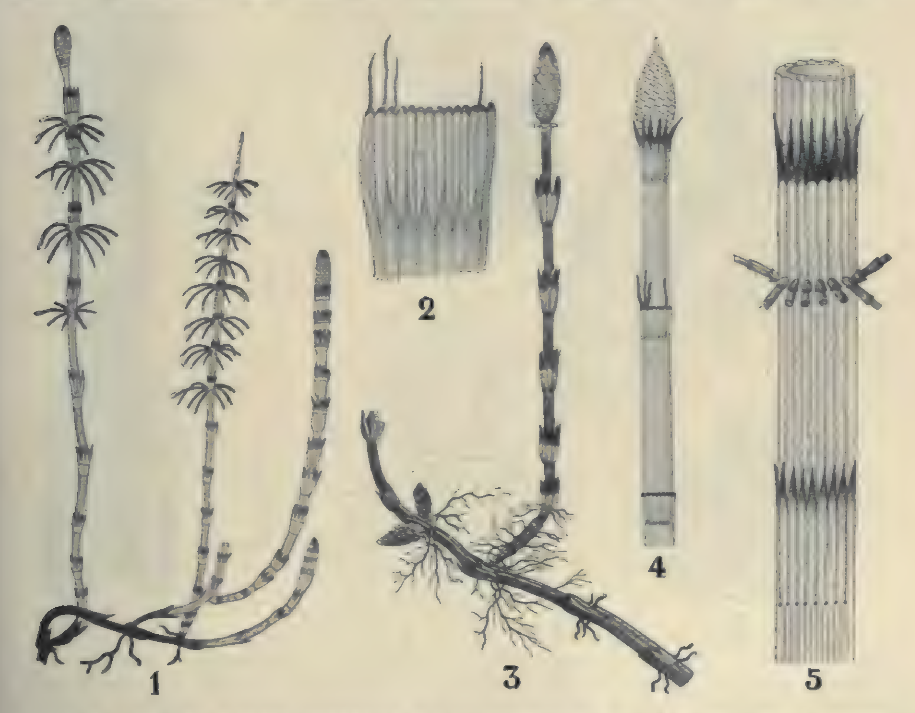


Fig. 364. Equisetum pratense mit sterilen und fertilen Sprossen, nach LUERSSEN. 2—5 nach SCHIMPER. 2 Blattscheide von E. hyemale. 3 Fertile Pflanze von E. arvense mit einem Teil des Rhizoms, die Knospen für das nächste Jahr zeigend. 4 Fertiler Zweig von E. hyemale. 5 Mittlerer Teil eines Zweiges von E. Telmateja.

verbreitet und vermutlich von *Equisetum* nur dadurch verschieden war, daß er Dickenwachstum besaß.

Jetzt leben auf der Erde nur noch 24 *Equisetum*-Arten. Von diesen kann *E. giganteum* L. aus Südamerika bis 12 m lang werden, seine zwischen Gesträuch und Bäumen hinaufkletternden Stengel erreichen aber nur eine Dicke von $^1/_2$—2 cm.

Unser *E. maximum* oder *E. Telmateja* ist fast ebenso dick, nämlich bis 1,5 cm, und dieses kann noch, trotzdem es aufrecht wächst, eine Höhe von etwa 1,5 m erreichen.

Das dickste jetzt lebende *Equisetum* ist sicher *E. Schaffneri* aus Mexiko, welches bei 2 m Höhe 10 cm dick werden soll, was bei der

Größe seiner Markhöhlung fast unglaublich erscheint. Die *Equiseten* sind über alle Weltteile mit Ausnahme Australiens verbreitet, in welchem Lande sie ganz zu fehlen scheinen. Die *Equiseten* sind perennierende, durch einen hohen Gehalt an Kieselsäure charakterisierte Gewächse, mit unterirdischem, kriechendem, stark verzweigtem Rhizom, das jährlich neue Stengelsprosse bildet (Fig. 364, 1, 3).

Die Rhizome und die oberirdischen Sprosse sind gegliedert, hohl, nur an den Knoten durch ein Diaphragma geschlossen. Die Rhizominternodien können knollig anschwellen (Fig. 367, 3), bisweilen sind solche Knollen rosenkranzartig aneinander gereiht; sie können nach ihrer Loslösung neue Sprosse bilden.

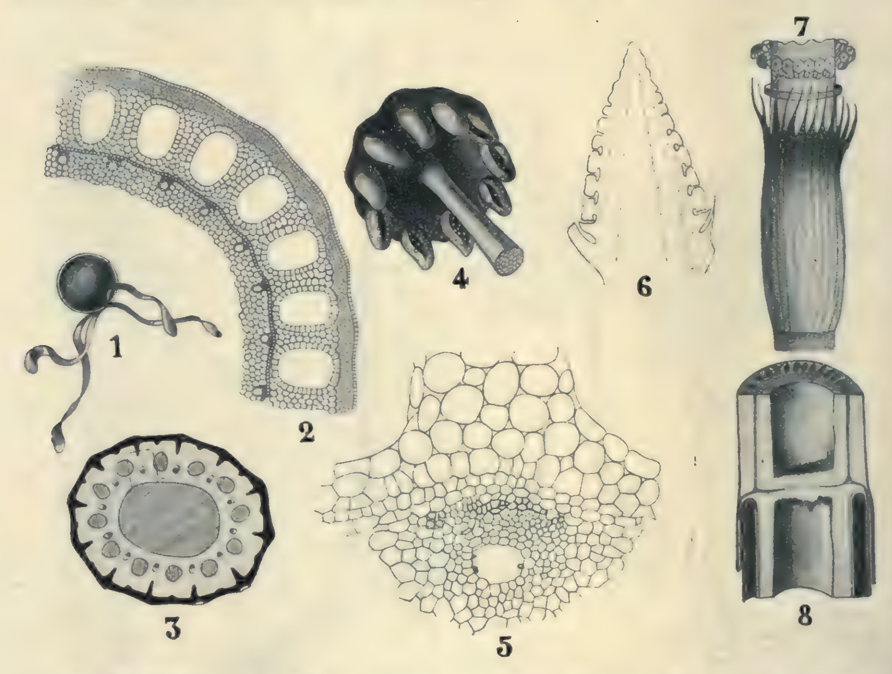


Fig. 365. 1 Spore von E. maximum, nach DODEL-PORT. 2 Querschnitt eines Internodiums eines sterilen Zweiges von E. Telmateja, nach SCHIMPER. 3 Querschnitt durch den Stengel von E. hyemale, nach POTONIÉ. 4 Sporophyll von E. maximum, nach DODEL-PORT. 5 Querschnitt durch das Gefäßbündel eines Equisetums, nach CAMPBELL. 6 Längsschnitt der halbentwickelten Fruchtähre von E. arvense, nach LUERSSEN. 7 Oberes Internodium der Blattregion des fertilen Sprosses von E. Telmateja, nach LUERSSEN. 8 Längsschnitt eines Rhizoms von E. Telmateja, nach SACHS.

An den Knoten sind die Blätter wirtelig gestellt (Fig. 367, 5, 6) und zu einer Scheide mit kürzeren oder längeren Zipfeln verwachsen.

An den Stengeln unterscheidet man außen Rippen (Carinae) und Rinnen oder Gruben (Valleculae).

Den Rippen gegenüber liegen die Gefäßbündel, an deren Innenseite je ein karinaler Kanal verläuft, genau so wie bei *Calamites* (Fig. 365, 2, 3, 5). Auch in der Rinde gibt es mit diesen alternierende Kanäle, welche also den Rinnen gegenüber liegen und deswegen vallekuläre Kanäle heißen; sie sind viel weiter als die karinalen Kanäle (Fig. 365, 2, 3).

Außen ist der Stengel von der Epidermis bekleidet, und unter dieser finden wir ein mehr oder weniger entwickeltes mechanisches Gewebe oder Stereom (schwarz in Fig. 365, 3).

Die Stomata bestehen aus einem Schließzellenpaar und einem darüber gelegenen Nebenzellenpaar (Fig. 366, 3).

Liegen letztere im gleichen Niveau wie die Epidermiszellen, so daß das Stoma direkt nach außen mündet, so heißt es phaneropor, liegen sie aber eingesenkt, also unter dem Niveau der Epidermis, so ist der dadurch über ihnen gebildete Ausfuhrkanal noch zum größten Teile von einer verkieselten Membran bedeckt (Fig. 366, 6, 7), und die Spaltöffnung

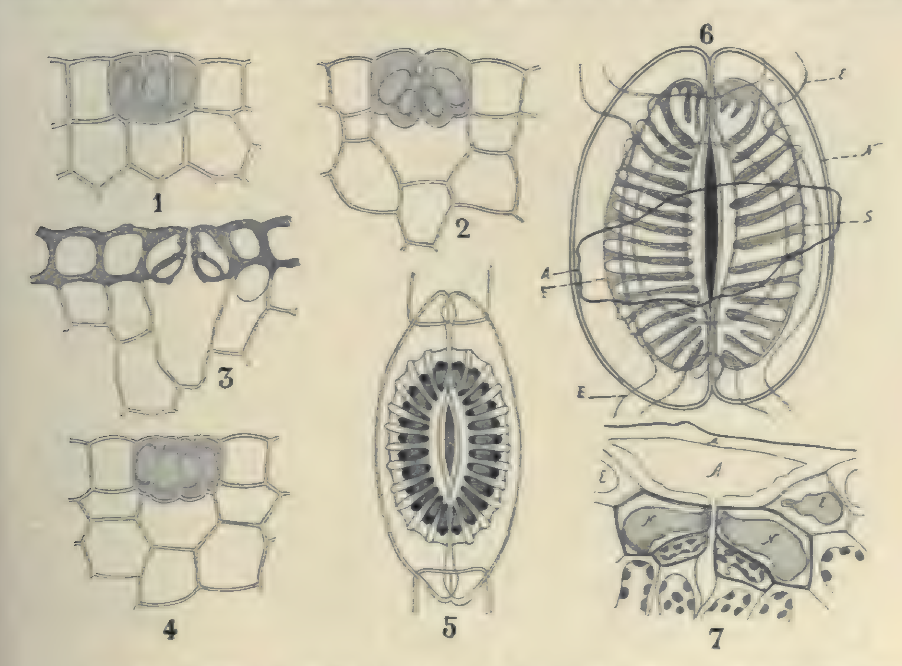


Fig. 366. Stomata von Equisetum. 1—5 E. heleocharis, nach STRASBURGER. 1—4 Entwickelung derselben im Querschnitt, die Reihenfolge ist 1, 4, 2, 3. 5 Ausgebildete Spaltöffnung, von der Innenseite gesehen. 6, 7 Equisetum hyemale, nach LUERSSEN. 6 Spaltöffnungsapparat bei verschiedener Einstellung, in der Reihenfolge der Buchstaben A, E, N, S von oben (außen) nach unten (innen) übereinander gezeichnet. A Die über der Spaltöffnung liegende tiefe Grube der Epidermisoberfläche. E Die an der Seitenwand der Grube vorspringenden, die Nebenzellen umgebenden und noch halb von oben deckenden Epidermiszellen. N Die die Schließzellen von oben her deckenden Nebenzellen. S Die Schließzellen. 7 Querschnitt der Spaltöffnung. M Membran über der Epidermisgrube. A Die Epidermisgrube. E Epidermiszellen. N Nebenzellen. S Schließzellen.

heißt kryptopor. Bei *E. Telmateja,* dessen Internodien bekanntlich weiß sind, finden wir diese Stomata auf den Scheiden der Blattwirtel, bei den Arten mit grünen Internodien zumal auf den Seiten der Gruben.

Die oberirdischen Sprosse werden schon in der vorhergehenden Vegetationsperiode angelegt.

Sie bleiben während des Winters sehr klein, mit Ausnahme der fertilen Sprosse gewisser Arten, welche schon im Herbst ganz fertig sind (Fig. 367, 4) und sich im Frühjahr bloß zu strecken brauchen.

Während nämlich bei dem bei weitem größten Teil der *Equisetum*-Arten die sterilen und fertilen Sprosse, von den sich an letzteren entwickelnden Strobili abgesehen, gleich sind, gibt es vier Arten, *E. Telmateja, E. arvense, E. silvaticum* und *E. pratense,* welche eine Differenzierung in vegetative und reproduktive Sprosse zeigen; erstere sind grün und entwickeln sich im Sommer, letztere sind farblos bis hellbraun und erscheinen schon im Frühjahr. Das von zahlreichen Blattschuppen umgebene Ende des Stengels wird von einer großen tetraëdrischen Scheitelzelle eingenommen.

Die Blätter entstehen aus den Außenzellen der Segmente, wachsen zunächst, schon kongenital verwachsen, wie ein Ringwall empor und

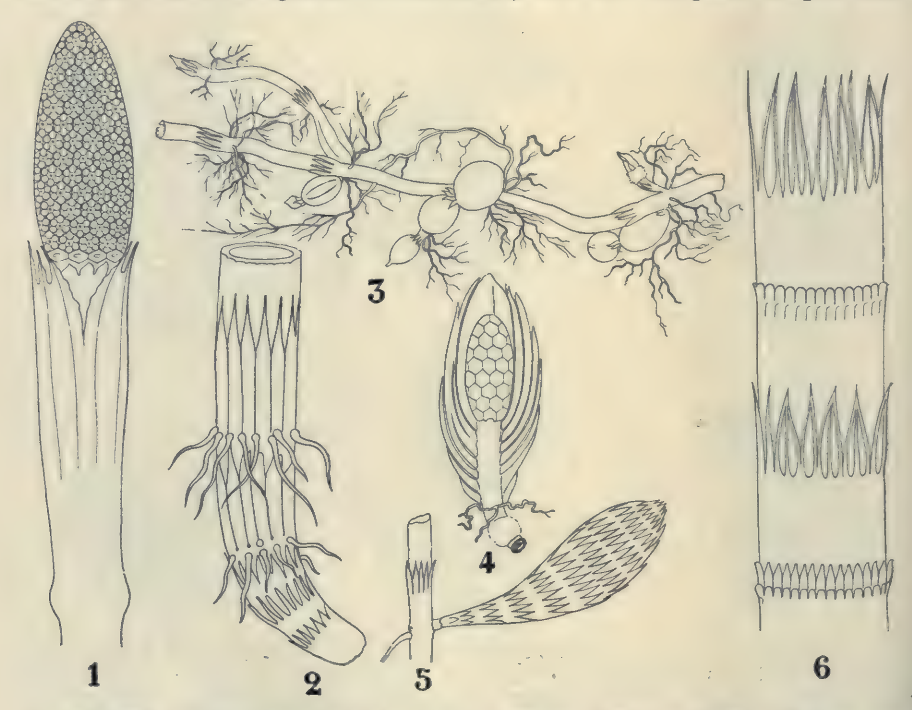


Fig. 367. Sprosse von Equisetum. 1 Oberer Teil eines fertilen Zweiges von Equisetum arvense. 2 Basaler Teil eines Zweiges von E. Telmateja mit Wurzeln. 3 Rhizom von E. arvense mit Knöllchen. 4 Eine fertile Knospe mit einseitig entfernten Blättern. 5 Stück eines vertikalen Rhizoms mit einer Knospe eines fertilen Zweiges von E. arvense. 6 Equisetum xylochoeton, mittlerer Teil eines Zweiges, sämtlich nach Schimper.

bilden erst nachträglich die freien Zipfel. Auf die Details können wir hier nicht eingehen, Interessenten seien auf Sadebecks Darstellung in Engler und Prantl, dem manches des Vorangehenden entnommen ist, verwiesen.

Die Zweige entspringen stets zwischen zwei Blättern, also stets lateral in bezug auf ein Blatt; sie entstehen aus einer Oberflächenzelle des Vegetationskegels zwischen zwei jungen ringförmigen Blattanlagen. Da diese Blattanlagen, wie gesagt, kongenital verwachsen sind, durchbrechen die Zweige später die Scheiden (Fig. 364, 1, 5). Sie entwickeln sich meistens zu Kurztrieben, welchen die Photosynthese zum größten

Teil obliegt, bei Arten, welche solche bilden. Es sind diese Zweige, welche solchen Arten wie *E. umbrosum* ihr zierliches Aeußere verleihen.

Wurzeln werden nur an Seitenknospen des Rhizoms gebildet (Fig. 367, 2), sie entstehen dort in derselben Weise wie die erste Wurzel am Embryo.

Die Sporophylle stehen in alternierenden Wirteln in dichten Strobili; Brakteen, wie wir sie bei *Calamites* sahen, fehlen, in dieser Hinsicht stimmt *Equisetum* mit *Archaeocalamites* überein. Die Sporophylle sind schildförmig (Fig. 367, 1 und Fig. 365, 4) und tragen an der Unterseite des schildförmigen Teiles eine wechselnde Zahl von Sporangien. Unter dem Strobilus befinden sich einer oder mehrere Ringe aus reduzierten

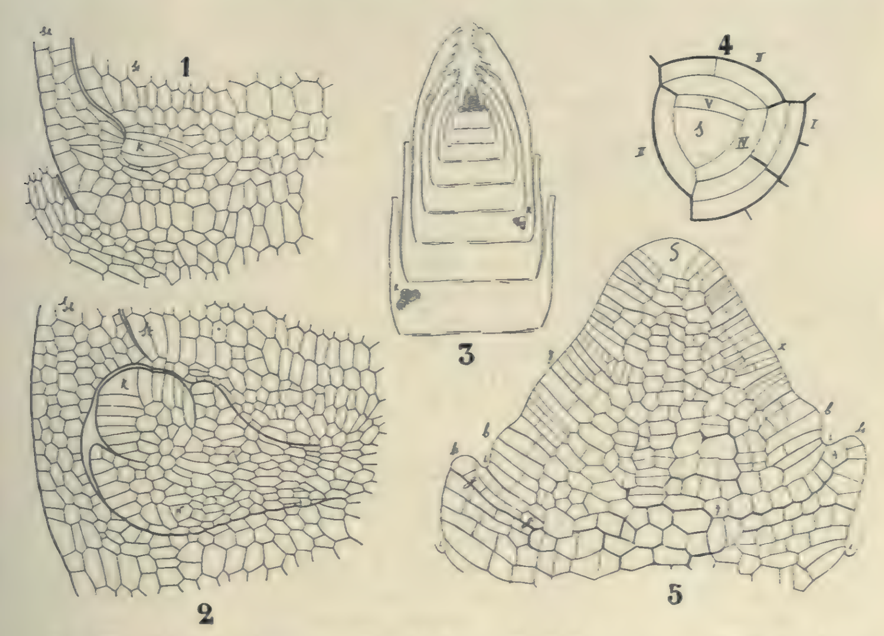


Fig. 368. Scheitelwachstum von Equisetum. 1—3 E. arvense. 1 Teil eines Längsschnittes des Vegetationskegels. K Anlage einer Seitenknospe. Sh Blattscheide. St Achse des Vegetationskegels. 2 Weiteres Entwickelungsstadium der Seitenknospe. K Die Knospe mit der bereits mehrfach segmentierten Scheitelzelle. W Wurzelanlage der Seitenknospe, nach Janczewski. 3 Längsschnitt durch einen unterirdischen jungen Sproß. K Die Seitenknospen, nach Sachs. 4, 5 E. maximum. 4 Horizontalprojektion der Scheitelansicht eines Stammes. S Die Scheitelzelle. I—V Die sukzessiven Segmente. 5 Längsschnitt des Scheitels einer unterirdischen Knospe. S Die Scheitelzelle. xy Erste Anlage einer Blattscheide. bb Eine ältere Anlage. bs Aelteres Stadium. gg Zellreihen, aus denen das Blattgewebe und sein Bündel hervorgehen. ii Die unteren Zellschichten der Segmente, die sich an der Blattbildung beteiligen, nach Sachs.

Blättern bestehend (Fig. 365, 7), die vermutlich als Hemmungsbildungen anzusehen sind, welche nicht mehr imstande waren, die auch bei den normalen Blattwirteln erst spät gebildeten freien Zipfel zu bilden. Die Interpretierung der „Sporophylle" ist nicht ganz leicht.

Am einfachsten wäre es, sie als umgebildete ganze Blätter zu betrachten, man würde aber eine bessere Uebereinstimmung mit *Calamites* und den *Sphenophyllaceen* erhalten, wenn man sie als die adaxialen fertilen Lappen von Sporophyllen ansähe, deren abaxiale sterile Lappen nicht mehr zur Entwickelung gelangten.

Am allereinfachsten aber wäre es, so wie Miß BENSON (A unit of construction in the Pteridophyta) will, den Sporangiophor als ein eigenartiges Gebilde anzusehen, von gleichem morphologischen Wert wie das Blatt und der Stengel oder eigentlich noch von höherem Wert als Blatt und Stengel, welche letzteren nach der Meinung Miß BENSONS als Differenzierungen ursprünglich gleicher Thallusverzweigungen unter sich homolog sind. Der Meinung von Miß BENSON nach könnte man also sagen, die *Pteridophyten* seien aufgebaut aus einem in Stengel und Blatt differenzierten Thallus und aus Sporangiophoren. Der Vorteil wäre der, daß es dabei ganz natürlich erscheinen müßte, wenn wir ein Sporangium einmal auf einem Blatte, ein anderes Mal auf einem Stengel inseriert finden. Daß der Begriff aber nicht sehr einheitlich ist, geht daraus hervor, daß sie zu den Sporangiophoren rechnet: 1) die körperlichen, gefäßbündellosen Stielchen der *Lycopodium*-Sporangien, 2) die ebenfalls körperlichen, gefäßbündelhaltigen Stiele von *Monosphenophyllum*, 3) die schildförmigen, gefäßbündelhaltigen Sporangiophoren von *Calamites* und *Equisetum*, 4) die Placenten der Sori der Farnsporangien, 5) die Basis des Stielchens der isolierten Sporangien von *Todea*, welches als reduzierter Sporangiophor aufgefaßt wird.

Miß BENSON ist denn auch am Ende ihrer Auseinandersetzung gezwungen, einen Sporangiophor wie folgt zu definieren:

„Ein Sporangiophor ist ein für den Sporophyten der *Pteridophyten* charakteristisches Gebilde und besteht aus einer zentralen, meistens gestielten Masse sterilen Gewebes mit sporogenen Regionen, welche von einer oder mehreren terminalen, lateralen oder basalen Sporangien eingenommen werden. Eventuell können bei gewissen Farnen die Sporangien ganz getrennt werden, in welchem Falle der gemeinsame Stiel verkümmert ist."

Ob damit ein wesentlicher Fortschritt oder eine Vereinfachung in unsere Anschauungen über den morphologischen Aufbau der *Pteridophyten* gebracht wird, scheint mir zweifelhaft; der Begriff Sporangiophor umfaßt in dieser Weise, meiner Anschauung nach, zu heterogene Dinge, gern aber stimme ich Miß BENSON darin bei, daß die Aufstellung dieser Hypothese insofern nützlich ist, als sie die Aufmerksamkeit auf den wahrscheinlichen Ursprung der fraglichen Gebilde konzentriert. Vorläufig möchte ich den *Equisetum*-Sporangiophor noch entweder als ein ganzes, modifiziertes Blatt oder als einen Blattlappen, also als ein Sporophyll auffassen.

Die Sporangien entstehen aus einer Zellgruppe an der Seite des zu dieser Zeit noch nicht schildförmigen Sporophylls (Fig. 369, 4), und die axiale Zellreihe läßt sich auf eine einzige Zelle zurückführen. Diese Zelle liegt an der Peripherie des Sporangiophors (Fig. 369, 1); später teilt sie sich so, daß zwei äußere Zellen, sogenannte Deckelzellen, und eine innere Zelle entstehen (Fig. 369, 2), welche letztere zur Archespormutterzelle wird, aus deren Teilungen (Fig. 369, 3, 4, 8) das Archespor hervorgeht. Nach BOWER nimmt auch die innere der beiden Deckelzellen noch an der Archesporbildung teil.

Im Jahre 1907 wurde die Entwickelung des Sporangiums von *Equisetum* durch HAWKINS in einem mir unzugänglichen Artikel (The development of the Sporangium of Equisetum hyemale, Ohio Naturalist, Vol. 7, p. 123—126, Pl. 9, 10, April 1907) untersucht.

Das von CHRYSLER für das Bot. Centralblatt geschriebene Referat sagt:

„The sporangium is found to be eusporangiate. The superficial sporangiuminitial divides periclinally only the outer half giving rise to sporo-

genous tissue. The tapetum has its origin in the cells surrounding the sporogenous mass.“

Vermutlich entwickelt sich also das Archespor ganz aus der inneren Deckelzelle, oder aber „outer“ ist ein Schreibfehler für „inner“.

Alle Forscher sind also darin einig, daß sich das Archespor auf eine einzige Zelle zurückführen läßt und daß um das Archespor ein Tapetum durch Teilung der die axile sporogene Zellreihe umgebenden Zellen gebildet wird.

Die Wand des Sporangiums wird hauptsächlich von den Zellen gebildet, welche an die axilen Zellreihen grenzen. Alle Zellen des jungen Sporangiums teilen sich lebhaft, so daß dieses alsbald als seitlicher Höcker an dem oben schildförmig werdenden Sporophyll hervorragt (Fig. 369, 8).

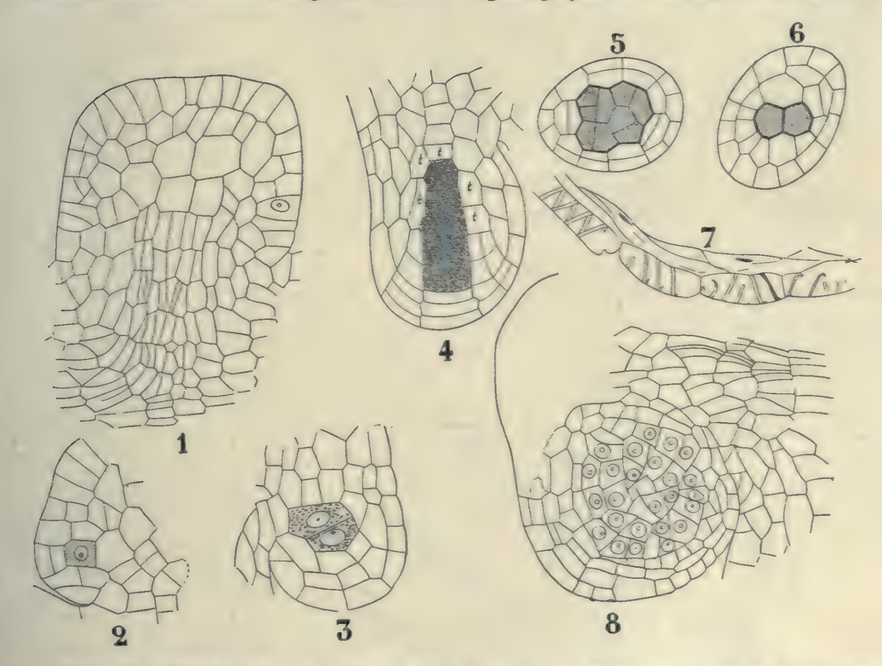


Fig. 369. Equisetum. 1 Längsschnitt eines jungen Sporangiophors, die kernhaltige Zelle ist die Sporangiummutterzelle. 2, 3 Längsschnitt durch ein junges Sporangium, die Archesporzellen punktiert, nach CAMPBELL. 4—6 E. heleocharis, nach GÖBEL. 4 Ein älteres Sporangium in axilem Längsschnitt; t Tapetenzellen. 5, 6 Querschnitte junger Sporangien. 7 Schnitt durch die Sporangiumwand, die Reste der inneren Zellschichten zeigend, nach CAMPBELL. 8 Längsschnitt durch ein älteres Sporangium, nach CAMPBELL; die kernhaltigen Zellen sind die Archesporzellen.

Die Wand des unreifen Sporangiums ist 3—4 Zellschichten dick (Fig. 369, 8), schließlich aber wird sie durch Resorption auf eine einzige Zellschicht reduziert, an deren Innenseite noch Reste der alten inneren Schichten sichtbar sind (Fig. 369, 7).

Die Kernteilungen bei der Entstehung der Sporen bieten nichts Außerordentliches (für Details vergleiche man OSTERHOUT in Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 30), wohl aber muß etwas gesagt werden über die Eigentümlichkeiten der Sporen selber.

Wenn die Sporen der *Equiseten* ausgestreut werden, bleiben sie in kleinen Häufchen zusammenhängen; das rührt daher, daß an den Sporen

Anhangsgebilde vorhanden sind, die sogenannten Elateren, welche sich bei feuchtem Wetter um die Spore herumwickeln (Fig. 370, 1), bei trocknem abstehen (Fig. 365, 1). Durch diese Bewegungen haken sich benachbarte Sporen natürlich leicht aneinander und so entstehen Sporenklümpchen, welche zusammen vom Winde fortgetragen werden. Dies ist biologisch wichtig, weil die Sporen, wenn auch morphologisch nicht differenziert, doch physiologisch sich wie Makro- und Mikrosporen verhalten, da die einen männliche, die anderen weibliche Prothallien bilden.

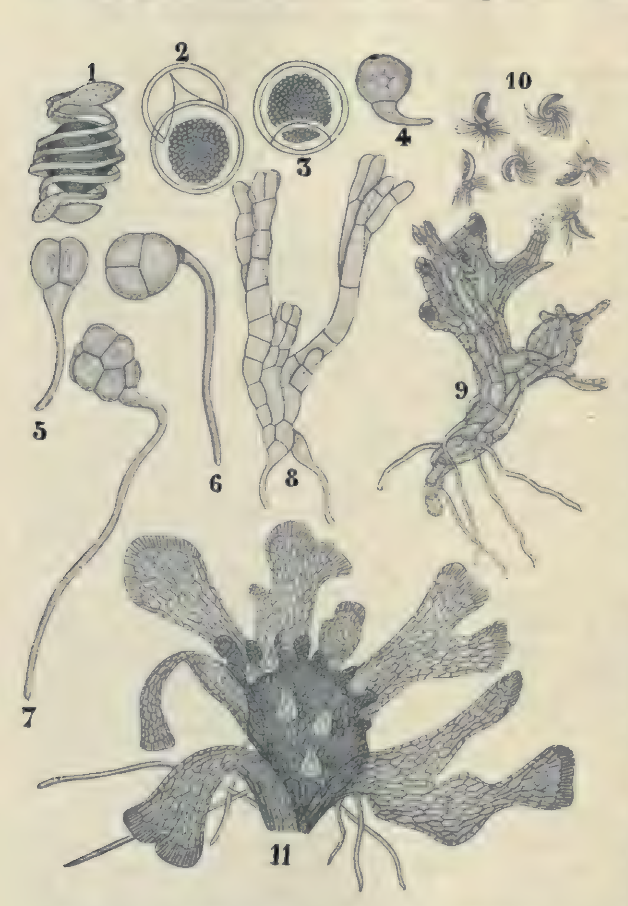


Fig. 370. 7 Equisetum palustre, die übrigen von E. arvense. 1—6, 8, 11 nach Sadebeck, 9, 10 nach Thuret. 1 Spore. 2—7 Keimungsstadien. 8 Junges Prothallium. 9 Männliches Prothallium. 10 Spermatozoen. 11 Weibliches Prothallium.

In bezug auf die eigentliche Elaterenbildung sei bemerkt, daß die junge Spore von nur einer Membran umgeben ist, innerhalb welcher alsbald eine zweite entsteht, so daß dann ein Endo- und ein Exospor vorhanden ist. Das Epiplasma bildet nun um diese beiden eine dicke Wand, das sogenannte Epispor.

An frischen Sporen sind diese drei Wände leicht kenntlich, weil das Epispor farblos, das Exospor hellblau und das Endospor gelblich ist.

Das Epispor liegt zunächst dem Exospor eng angeschmiegt, hebt sich aber später und bleibt nur an einem Punkte mit ihm in Verbindung. Von diesem Anheftungspunkte ausstrahlend, entstehen vier spiralig verdickte Bänder, welche durch Resorption der nicht verdickten Wandteile alsbald frei werden und die vier Elateren bilden, die also an einem Punkte an der Spore angeheftet sind, sich aber übrigens infolge ihrer Hygroskopizität frei bewegen können. Sehen wir jetzt, was aus den Sporen wird.

Die x-Generation von *Equisetum*.

Die dunkelgrünen Sporen von *Equisetum* verlieren bald ihre Keimkraft. Bei sofortiger Aussaat ist aber die erste Teilungswand schon

10 oder 12 Stunden später vorhanden (Fig. 370, 3). Meistens entsteht nun alsbald das erste Rhizoid (Fig. 370, 4) und aus der anderen Zelle ein grüner Zellkörper (Fig. 370, 4—6) von ziemlich wechselnder Form, welcher zum Prothallium wird.

Die Entwickelung ist so unregelmäßig, daß eine allgemein gültige Beschreibung nicht wohl möglich ist, meistens aber ist das junge Prothallium, wie das der gewöhnlichen Farne, einschichtig, ohne aber Scheitelwachstum zu zeigen, und es ist meistens gelappt (Fig. 370, 8).

Die Prothallien entwickeln sich diöcisch. Diese Diöcie ist aber nicht schon in der Spore vorherbestimmt, es sind nur die schlechter ernährten Prothallien, welche männlich, die besser ernährten, welche weiblich werden.

Die männlichen Prothallien zeigen keinen wesentlichen Unterschied von den weiblichen; sie sind, mit den weiblichen verglichen, als Hemmungsbildungen zu betrachten und, wie in solchen Fällen die Regel, kann auch hier die Hemmung später oder früher auftreten, wodurch die Aehnlichkeit größer oder kleiner wird. In einzelnen Fällen beobachtete Göbel hermaphrodite Prothallien.

Betrachten wir nun zunächst ein weibliches Prothallium (Fig. 370, 11), so sehen wir, daß dies an seiner Basis knollig verdickt ist und daß es oberwärts einschichtige Lappen trägt.

Es erinnert also etwas an ein *Lycopodium*-Prothallium.

Mit Recht aber bemerkt Göbel, daß diese Uebereinstimmung eine rein äußerliche sei, indem das *Lycopodium*-Prothallium radiär gebaut, das von *Equisetum* aber dorsiventral ist, da der knollige untere, die Archegonien tragende Teil bloß ein an der Schattenseite des Prothalliums gelegener Meristemhöcker ist, wie wir einen solchen auch bei den Farnen antreffen. Er hat also mit der Knolle des *Lycopodium*-Prothalliums nichts zu tun. Die männlichen Prothallien sind meistens kleiner (Fig. 370, 9), können auch einen, dann natürlich Antheridien tragenden Meristemhöcker an der Schattenseite bilden, in welchem Falle es keine oder nur kleine Lappen bildet, meistens aber entwickelt sich dieser Meristemhöcker nicht, das Prothallium bleibt ein plattenförmiges gelapptes Gebilde, dessen Antheridien am Rande der Lappen stehen.

Es hängt von äußeren Bedingungen ab, ob die Hemmung bei den männlichen Prothallien früher oder später eintritt.

Summa summarum besteht also, von der unregelmäßigen, die Lappenbildung verursachenden Wachstumsweise abgesehen, große Uebereinstimmung zwischen *Farn*- und *Equisetum*-Prothallien.

Die Archegonien von *Equisetum* entwickeln sich nach dem gewöhnlichen *Pteridophyten*-Typus.

Bei der Entwickelung der Antheridien der *Pteridophyten* kann man, wie Göbel zeigt, zwei Typen unterscheiden:

I. Solche, welche ganz oder teilweise im Gewebe der x-Generation versenkt sind	*Lycopodiaceae* *Equisetaceae* *Marattiaceae* *Ophioglossaceae* und alle heterosporen *Pteridophyten*
II. Solche, welche frei über das Gewebe der x-Generation hervorragen	die leptosporangiaten Farne (abnorme Fälle ausgenommen)

Bei der ersten Gruppe stehen die Antheridien auf körperlichen Prothallien oder körperlichen Teilen eines solchen, bei der zweiten auf Zellplatten.

Bei *Equisetum* können sie aber sowohl auf dem körperlichen wie auf dem plattenförmigen Teil des Prothalliums vorkommen, aber sie stehen trotzdem immer auf einem Zellkörper, da sich eigentümlicherweise bei den auf dem plattenförmigen Teil befindlichen Antheridien vorher an der betreffenden Stelle ein Gewebskörper bildet.

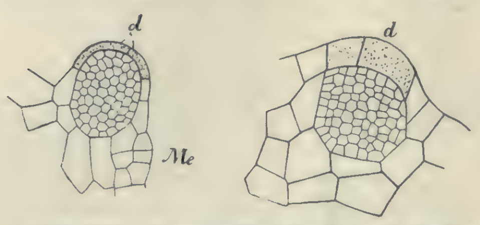


Fig. 371. Längsschnitte durch zwei Antheridien von Equisetum pratense, nach GÖBEL. Das linke Antheridium halb, das rechte ganz eingesenkt. d Deckschicht, Me Meristem.

Bei den eingesenkten Antheridien können wir eine Deckschicht unterscheiden; diese ist bei *Equisetum* und bei den *Marattiaceen* nur eine Zellschicht dick, bei den *Ophioglossaceen* zweischichtig, während die Antheridien von *Lycopodium* insofern die Mitte zwischen diesen beiden halten, als die Deckschicht in der Mitte einschichtig, nach dem Rande zu zwei- bis mehrschichtig ist.

Die Antheridien sind, wie üblich, auch bei *Equisetum* von einer Cuticula überzogen, welche später zerrissen wird. Die darunter gelegenen, durch ihre helle Farbe leicht kenntlichen Deckzellen (vergl. Fig. 371), weichen auseinander, wodurch eine weite Oeffnung entsteht, welche bei *E. limosum* durch die Form dieser Deckzellen eine Art Krönchen an der Mündung haben kann.

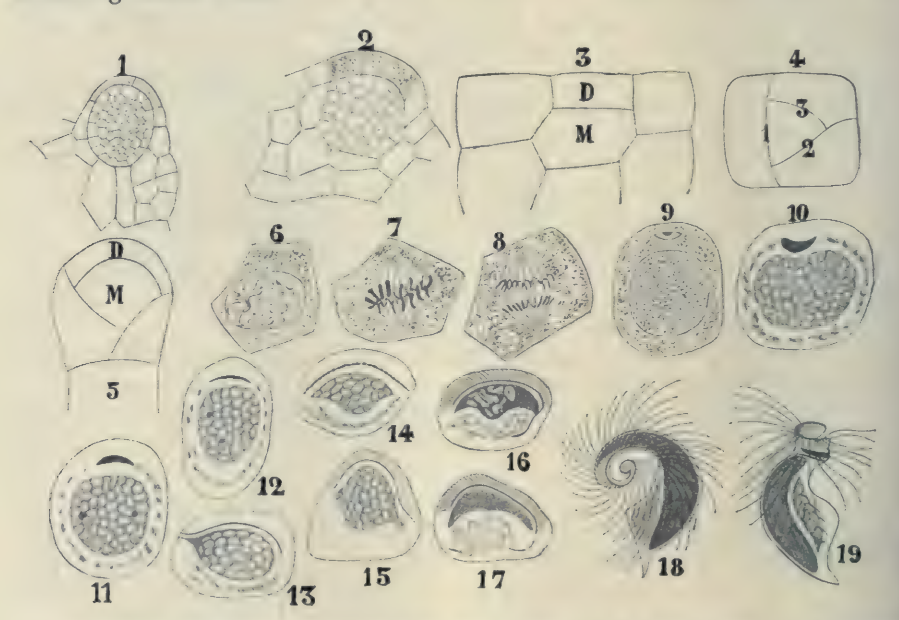


Fig. 372. Antheridienentwickelung von Equisetum. 1—5 nach GÖBEL. 1, 2 Längsschnitte durch Antheridien von E. pratense. 3—5 Entwickelung des Antheridiums einer Equisetum-Art. 6—9 Entwickelung der Spermatozoiden, nach CAMPBELL. 10—19 Dasselbe nach BELAJEFF.

Die Antheridien entstehen nun bei *Equisetum* in den körperlichen Teilen des Prothalliums in sehr einfacher Weise. Zu ihrer Bildung teilt sich nämlich eine Oberflächenzelle desselben in eine äußere Zelle (D) und eine innere Zelle M (Fig. 372, 3). Die Zelle (D) wird die Mutterzelle der Deckschicht, die Zelle M die Mutterzelle des eigentlichen Antheridiums.

Bei den Antheridien, welche sich auf den plattenförmigen Teilen des Thallus bilden, wird zunächst eine Art von Gewebe dadurch gebildet, daß durch drei in verschiedenen Richtungen verlaufende Wände aus einer der Zellen der Platte eine tetraëdrische Zelle herausgeschnitten wird. Von oben betrachtet, erhalten wir also das in Fig. 372, 4 dargestellte Bild, im Längsschnitt dieses Bild . Darauf entsteht in der tetraëdrischen Zelle eine Querwand (Fig. 372, 5), welche die üblichen Zellen D und M bildet.

Wir sehen also, daß die Uebereinstimmung in der Bildung der Antheridien zwischen *Equisetum* und den *Polypodiaceen* z. B. (vergl. Fig. 8, 2 mit Fig. 372, 5) größer ist als man bei oberflächlicher Betrachtung meinen würde.

Hingegen ist die Uebereinstimmung, welche Campbell mit den *Marattiaceen* sieht, nicht vorhanden; eine spezielle dreieckige Deckelzelle, wie bei letzteren sich findet, wird bei *Equisetum* nicht angetroffen, wenn auch eine der Deckelzellen wohl einmal zufälligerweise dreieckig sein kann.

Die Spermatozoen sind polyciliat (Fig. 372, 18, 19). Ihre Entwickelung wurde von Belajeff (Ber. d. D. bot. Ges., S. 140) an *E. arvense* sorgfältig untersucht. Er konnte (Fig. 372, 6—17) nachweisen, daß in der Energide, welche sich zu einem Spermatozoon entwickeln wird, ein stark färbbares Körperchen auftritt, welches später Cilien bildet und also ein Blepharoplast ist.

Das Spermatozoon selbst ist eine am Vorderende spiralig gewundene Energide (Fig. 372, 19), innerhalb welcher der Kern deutlich sichtbar bleibt.

Ob dieser Blepharoplast aus einem Centrosom entsteht oder nicht, läßt Belajeff, trotzdem ihm ersteres wahrscheinlich vorkommt, unentschieden; Campbell scheint dies für bewiesen zu halten.

Die Entwickelung des Embryos findet im wesentlichen wie bei den Farnen statt, es genügt also wohl, auf umstehende Figuren (Fig. 373) und deren Erklärung zu verweisen.

Schon bald bildet sich zum Schutze des Vegetationspunktes die erste Blattscheide (Fig. 373, 3). Es geschieht dies noch vor der Bildung der ersten Wurzel, welche wie bei den Farnen entsteht, diese durchbohrt nun bald das Prothallium und dringt in den Boden ein (Fig. 373, 8).

Bei den meisten Arten hat der primäre Stengel dreizählige Blattwirtel (Fig. 373, 8), bei *E. variegatum* sind sie aber zweizählig. Der primäre Stengel bleibt dünn und entwickelt bloß 10—15 dreizählig bleibende Blattwirtel.

Dieser primäre Stengel hat entweder gar keine (*E. Telmateja*) oder wenigstens eine viel engere Markhöhlung als die späteren Stengel.

An der Basis des primären Stengels entsteht bald ein sekundärer, der viel kräftiger ist und vierzählige Blattwirtel bildet, an seiner Basis entstehen neue Stengelknospen usw. Der dritte oder einer der späteren Basilarzweige biegt sich um, dringt in den Boden ein und bildet das erste Rhizom.

Ueber die morphologische Natur des Gefäßbündelsystems von *Equisetum* sind verschiedene Ansichten ausgesprochen worden. v. TIEGHEM redet von Astelie, d. i. also was wir Meristelie nennen (vergl. S. 29), STRASBURGER von Eustelie. JEFFREY hat versucht, eine Verbindung zwischen den Farnen und *Equiseten* dadurch zustande zu bringen, daß er das Gefäßbündelsystem von *Equisetum* als eine Siphonostele betrachtet, die Zwischenräume zwischen den einzelnen Bündeln sieht er dann als Lücken (gaps) an, die er mit den Blattlücken in der Farnstele oder den Zweiglücken in der *Lycopodium*-Stele vergleicht.

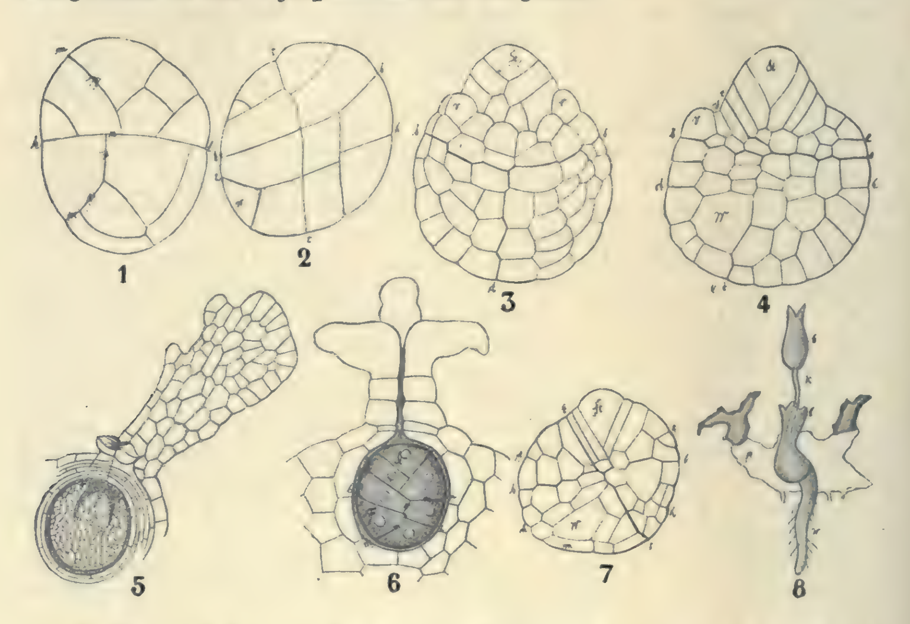


Fig. 373. 1—5 Embryoentwickelung von Equisetum arvense, 6, 7 von E. palustre, nach SADEBECK. 8 Prothallium mit junger Pflanze, nach HOFMEISTER. 1 und 2 derselbe junge Embryo in zwei verschiedenen Lagen, bei 1 ist die Medianwand, bei 2 die Transversalwand sichtbar. 3, 4 Weiter vorgeschrittener Embryo, Entwickelung des Stammes und der Blattscheide. 5 Noch weiter entwickelter Embryo, aber nicht freipräpariert, noch im Archegonium. Längsschnitt senkrecht zur Prothalliumfläche. st der bereits kegelförmige Stamm, v die erste Blattscheide im Längsschnitt, w die Wurzel. Der mitgezeichnete sterile Sproß des Prothalliums ist vom Schnitt nicht getroffen worden und hat sich im Präparat flach gelegt. 6 Junger Embryo noch im Archegonium, Stamm und Fußanlage sichtbar. 7 Ein weiter entwickelter freipräparierter Embryo, gegen Fig. 6 um 90° gedreht. Wurzel und Stamm sind sichtbar. st Stamm, b Basalwand, t Transversalwand mit Medianwand, e epibasales Glied, h hypobasales Glied, w Wurzel, v die erste Blattscheide. 8 Senkrechter Durchschnitt eines Prothalliumlappens mit Keimpflanze (K). w Wurzel, b die Blattscheiden.

Ungezwungen scheint mir dieser Vergleich nicht zu sein, besser scheint mir die Auffassung von GWYNNE-VAUGHAN, der durch Vermittlung von *Protocalamites pettycurensis* die *Equisetum*-Stele von der Haplostele von *Sphenophyllum* ableitet.

Schon oben wurde GWYNNE-VAUGHANS Meinung kurz angeführt; das Erscheinen von BOWERS Buch mit bis dahin noch nicht publizierten Figuren von GWYNNE-VAUGHAN bietet mir die Gelegenheit, näher darauf zurückzukommen.

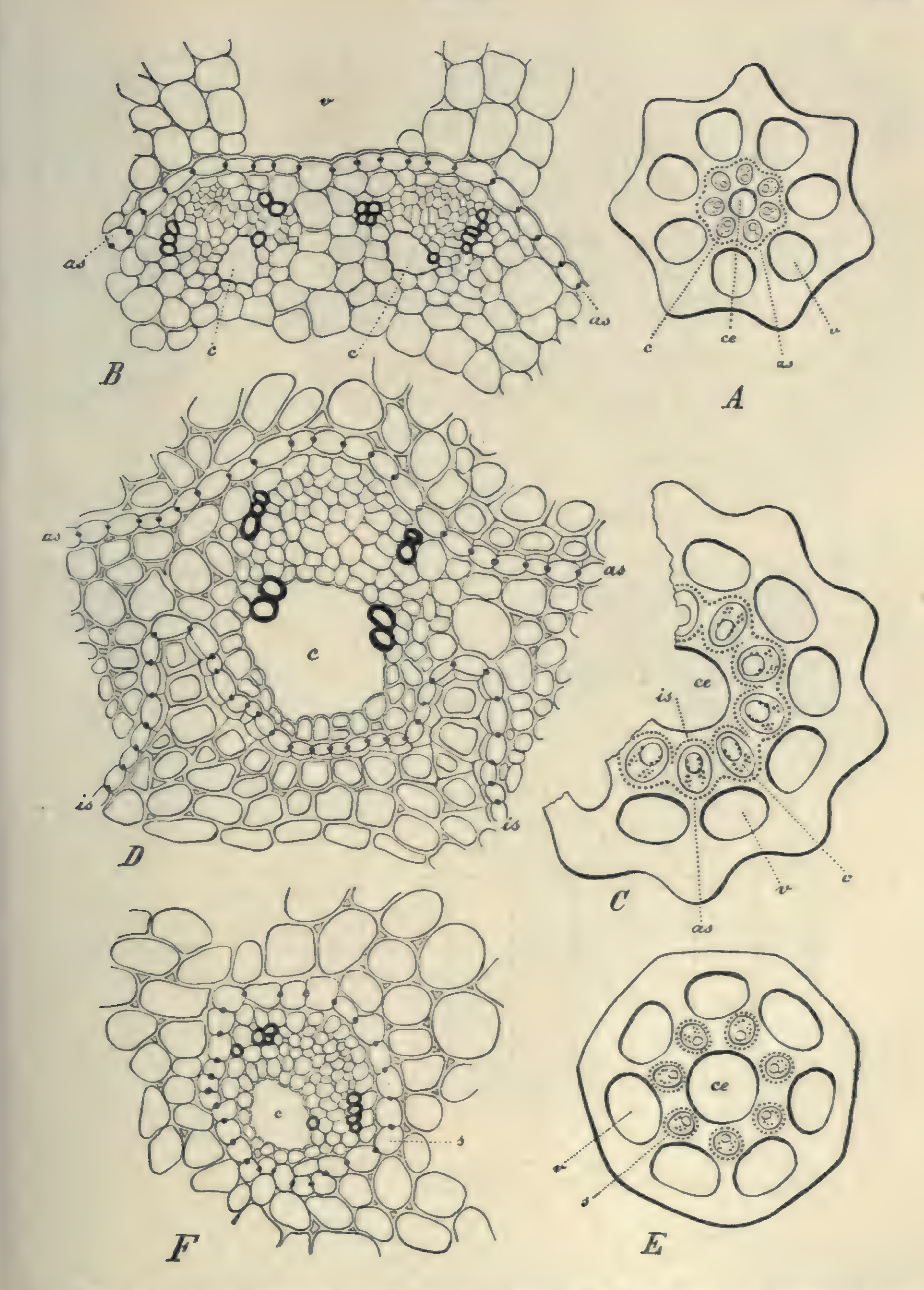


Fig. 374. (Nach PFITZER.) Aus BOWER, Origin of a Landflora. A Querschnitt des Stammes von Equisetum palustre. B Ein Teil desselben, stärker vergrößert. C Querschnitt des Rhizoms von Equisetum sylvaticum. D Ein Teil desselben, stärker vergrößert. E Querschnitt des Rhizoms von Equisetum litorale. F Ein Teil desselben, stärker vergrößert. ce Markhöhlung, v valekulare Kanäle, c Karinalkanäle, s Scheide der einzelnen Stränge, as äußere, is innere gemeinsame Endodermis. In Fig. A, C und E ist die Endodermis durch eine punktierte Linie angedeutet.

Wenn wir verschiedene *Equisetum*-Arten untersuchen, sehen wir, daß einige eine echte Eustele haben, andere innerhalb des Gefäßbündelringes noch eine, die Markhöhle umgebende Endodermis und wieder andere, die um jedes Bündel herum eine eigene Endodermis haben, also meristel sind.

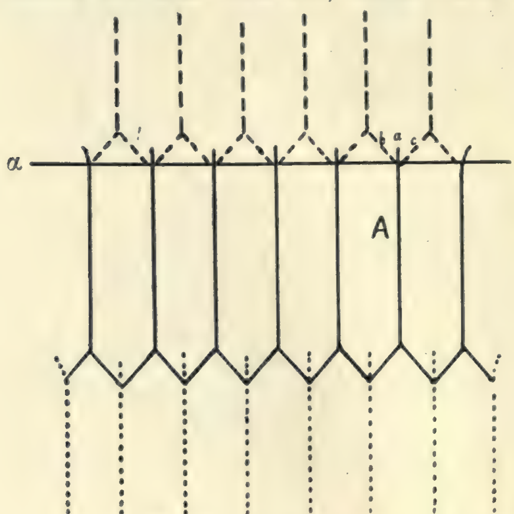
Das scheinen also prinzipiell verschiedene Strukturen zu sein, und es scheint kaum möglich, diese von der Haplostele von *Sphenophyllum* abzuleiten.

Bedenken wir aber, daß z. B. bei *E. arvense, sylvaticum* und *palustre* in den Knollen die Stele meristel ist, in den oberirdischen Stengeln eustel, daß auch die anderen obengenannten Variationen in verschiedenen Organen einer und derselben Pflanze vorkommen, und daß, wie JEFFREY nachwies, im ersten Stengel der Keimpflänzchen eine Haplostele vorhanden ist, so sehen wir, daß kein Grund vorliegt, die Ableitung von einer Haplostele a priori zu verneinen, um so weniger, als wir bei *Tmesipteris* gesehen haben, wie eine Eustele aus einer Haplostele im Verlauf der Entwickelung entstehen kann.

Was nun den Gefäßbündelverlauf von *Equisetum* betrifft, so hat man, wie schon früher erwähnt, bis vor kurzem eine falsche Auffassung davon gehabt.

Nach DE BARYS Beschreibung in seiner vergleichenden Anatomie, meinte man, daß das in einem Internodium verlaufende *Equisetum*-Bündel den gewöhnlichen kollateralen Aufbau zeige und einem Blattbündel der *Phanerogamen* vergleichbar wäre.

Die Gefäßbündel treten nach dieser Meinung unverändert, als Ganzes aus dem Blatt aus, laufen durch ein Internodium in den Stamm herunter, gabeln sich im Knoten, und jeder Gabelzweig setzt sich an die benachbarten Bündel, welche in das nächste Internodium eintreten, an. Da nun die Blätter aufeinander folgender Internodien alternieren, so erhält man diesen Verlauf (vergl. nebenstehende Figur).



Oder man kann auch sagen, wenn man z. B. vom Bündel A ausgeht, daß dieses sich im Knoten α in drei Zweige spaltet, von denen a in das Blatt eintritt, während b und c in das Internodium und erst in dem nächsten Nodium in je ein Blatt eintreten.

In der Tat liegt die Sache aber anders. Das im Internodium verlaufende Bündel, z. B. A, ist kein gewöhnliches kollaterales Bündel mit einem Xylem- und einem Phloemteil, sondern es sind in jedem Bündel des Internodiums d r e i Xylemstränge vorhanden. Die beiden lateralen Bündel b und c fügen sich in dem Knoten dem Xylem des Internodialbündels an, dessen Xylemteil infolgedessen im Knoten viel stärker entwickelt ist als im Internodium. Es zeigt dort sogar bei *E. Telmateja* Spuren von Dickenwachstum, und nur der mediane Xylemstrang tritt in das Blatt ein, wie untenstehende Figuren (Fig. 375 und 376) zeigen.

Bei gewissen Arten, z. B. bei *E. hiemale* und noch besser bei *E. giganteum,* kann man auf den Internodien die lateralen Xylemstränge als Rippchen sehen, darüber divergieren sie, und jeder Zweig läuft an einem anderen Blattbündel entlang, in dem darüber gelegenen Knoten nähern sie sich wieder und im nächsten Internodium verlaufen sie wieder in demselben Bündel.

Das Protoxylem des Blattbündels hingegen läuft, nachdem es in das Stammbündel eingetreten ist, ein Internodium entlang zwischen den lateralen Strängen, aber an deren Innenseite; im Knoten angelangt, teilt es sich in zwei Zweige, welche links und rechts ausbiegen, um sich mit den benachbarten Blattbündeln, welche in dieses Internodium eintreten, zu vereinigen.

Das Xylem des sogenannten Gefäßbündels von *Equisetum* besteht demnach aus drei Strängen, von denen zwei lateral und stammeigen

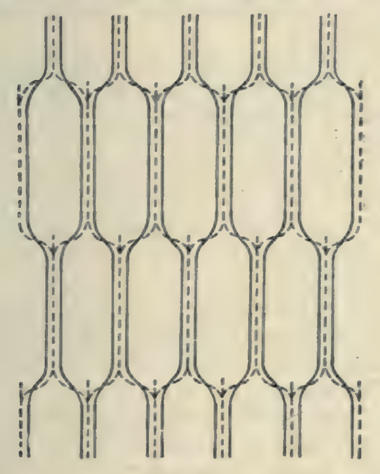


Fig. 375.



Fig. 376.

Fig. 375. Diagramm, die Tangentialansicht des Gefäßbündelsystems von Equisetum demonstrierend, nach Gwynne-Vaughan. Die punktierten Linien deuten den Verlauf der echten Blattspuren, die durchgezogenen Linien die kaulinären Stränge an.

Fig. 376. Diagramm zur Demonstrierung der Ausbildungsweise der Gefäßgewebe in einem Knoten von Equisetum, nach Gwynne-Vaughan. Oberhalb und unterhalb des Knotens die aus drei Strängen gebildeten Gruppen, bestehend aus der medianen Blattspur und den lateralen kaulinären Strängen. Im Zentrum erblickt man den Eintritt einer Blattspur, die sich einwärts biegt, um ihren Platz nächst dem Marke einzunehmen, während die kaulinären Stränge lateral verlaufen und die äußeren Teile des zusammengesetzten Gefäßbündels bilden.

(kaulinär) sind, während der mittlere oder Karinalstrang Blatt und Stengel gemeinsam ist.

Der Umstand, daß also nur ein kleiner Teil und nicht das ganze Bündel, wie bei der Eustele, in das Blatt eintritt, macht einen wesentlichen Unterschied im Vergleich zu den *Phanerogamen* aus.

Nach Gwynne-Vaughan sind nun die lateralen Stränge vielleicht als die letzten Reste eines ehemaligen primären zentralen Xylems zu betrachten; darauf weist ihre stammeigene Natur sowie ihre vermutlich zentripetale Entwickelung hin.

Man würde *Equisetum* also sehr gut von einer Form wie *Sphenophyllum* mit zentralem Xylem ableiten können unter der Annahme, daß

sich dieses zentrale Xylem zu den stammeigenen Xylemsträngen von *Equisetum* reduziert hätte.

Wir fanden, daß die Struktur von *Protocalamites pettycurensis* mit Xylem an der Innenseite der karinalen Kanäle in der Tat darauf hinweist, daß die Ahnen zentrales Holz besessen haben.

Wir sehen also, daß sich die *Equisetales* auch anatomisch sehr gut von den *Sphenophyllales* ableiten lassen.

Es bleibt aber noch zu fragen, ob wir berechtigt sind, mit LIGNIER die *Articulaten* als *Filicineae* im weitesten Sinne zu betrachten. Wir fanden, daß die lateralen Xylemstränge von *Equisetum* als Reste eines ehemaligen zentralen Holzes zu betrachten sind, und es interessieren uns zumal ihre in die Blätter eintretenden Teile.

Bei ihrem Austreten erscheint nun eine ausgeprägte Blattlücke in der Stele, es geschieht also dasselbe, was wir bei einer *Filicinee* erwarten würden; dafür spricht auch die Struktur einer *Equisetum*-Wurzel, welche ganz die eines Farns ist.

Nicht weniger spricht dafür der Umstand, daß die ältesten *Calamarieae,* nämlich *Archaeocalamites,* dichotom verzweigte Blätter hatten, eine Eigentümlichkeit, welche auch vielen *Sphenophyllen* eigen ist, deren Blattbündel sich sogar schon innerhalb der Rinde gabeln.

Das alles spricht also für die Entstehung dieser Blätter aus gegabelten Thallusstücken, wie LIGNIER es für die *Filicineen* für typisch hält, und so liegt keinerlei Schwierigkeit vor, die *Equiseten,* deren Prothallien, wie wir sahen, ebenfalls an die der Farne und nicht an die der *Lycopodien* erinnern, als *Filicineen* zu betrachten.

Für die *Sphenophyllales* bleibt die Schwierigkeit bestehen, daß die Blattbündel anscheinend bei ihnen keine Lücke in der Stammstele bei ihrem Austritt zurücklassen, was aber schließlich doch wohl der Fall ist, wenn man da vom zentralen Holze abstrahiert.

Wir wollen jetzt die Gruppe der *Isoetales* besprechen, da diese wohl noch die meiste Uebereinstimmung mit den *Sphenophyllales* hat und in mancher Hinsicht auch noch, wie diese, an die *Lycopodiales* erinnert.

Vierunddreissigste Vorlesung.

Die Polyciliaten.

II. Die Isoetales.

Zu dieser Klasse gehört nur eine Familie, die der

Isoetaceae

mit dem einzigen Genus

Isoetes.

Ich will die Besprechung dieses Genus mit den Worten CAMPBELLS, welchen ich mich vollkommen anschließen kann, anfangen:

„Das Genus *Isoetes,* der einzige Repräsentant der Familie der *Isoetaceae,* ist von den übrigen *Pteridophyten* dermaßen verschieden, daß die Meinungen über dessen systematische Stellung ebenfalls sehr verschieden sind. Meistens wird *Isoetes* mit *Selaginella* in Verbindung gebracht, und es bestehen gewiß wichtige Uebereinstimmungen zwischen beiden Gattungen. Andererseits aber zeigt *Isoetes* durch gewisse anatomische Details, durch die Sporen- und Embryoentwickelung, sowie durch die polyciliaten Spermatozoiden viel mehr Beziehungen zu den niedrigeren Farnen, mit welchen man *Isoetes* bisweilen vereinigt hat. Ob man aber *Isoetes* zu den *Filicineen* oder zu den *Lycopodineen* bringt, sicher sind sie eigentümlich genug, um für sie eine besondere Klasse, die der *Isoetales,* aufzustellen.“ Diesem Beispiel will ich folgen; zwar gibt es manche Beziehungen zwischen *Lycopodineae* und *Isoetes,* aber die biciliate Gruppe der *Lycopodineen* würde durch Einreihung von *Isoetes* ihre Einheitlichkeit einbüßen. Es bleibt also nur die Möglichkeit übrig, zu sehen, mit welcher Gruppe der *Polyciliaten* man *Isoetes* am besten in Verbindung bringen kann, mit den *Articulaten* oder mit irgendeiner anderen Gruppe.

Für Beziehungen zu den *Articulaten* spricht der Umstand, daß die Sporangien auf der adaxialen Blattseite stehen und daß die Nervatur eine einfache ist. Dafür würde auch die auf den ersten Blick wirtelig erscheinende Anordnung der Blätter sprechen, aber in der Tat ist die Blattstellung nicht wirtelig, sondern sie hat die Divergenz $^{8}/_{21}$. Dennoch scheint es mir am besten, sie in der Tat hier anzuschließen, ich gebe aber gerne zu, daß diese Ableitung sehr problematisch ist und daß sich *Isoetes,* wenn sie nur biciliat wäre, wenigstens ebensogut an die *Lycopodiales* anschließen ließe.

Von den 62 *Isoetes*-Arten, welche SADEBECK beschreibt, war bis 1905 keine einzige Art in den Niederlanden gefunden worden. In diesem Jahre aber entdeckte Dr. GOETHART, Konservator am Reichsherbarium in Leiden, ganz unerwarteterweise zwei Arten in den friesischen und limburgischen Seen, nämlich *Isoetes echinospora* und *I. lacustris.*

Sammeln wir einmal in Gedanken letztere Art. Von Moor umgeben, streckt sich in der Nähe von Weert ein flacher See aus mit sandigem Boden und mit einem lockeren Schilfrand gesäumt. Uns im Kahne treiben lassend, sehen wir an der einen Seite des Sees hie und da auf dem Boden bis 2 dm im Durchschnitt erreichende, runde dunkelgrüne Pflanzen, mit steifen spitzen Blättern, welche wohl etwas an eine große

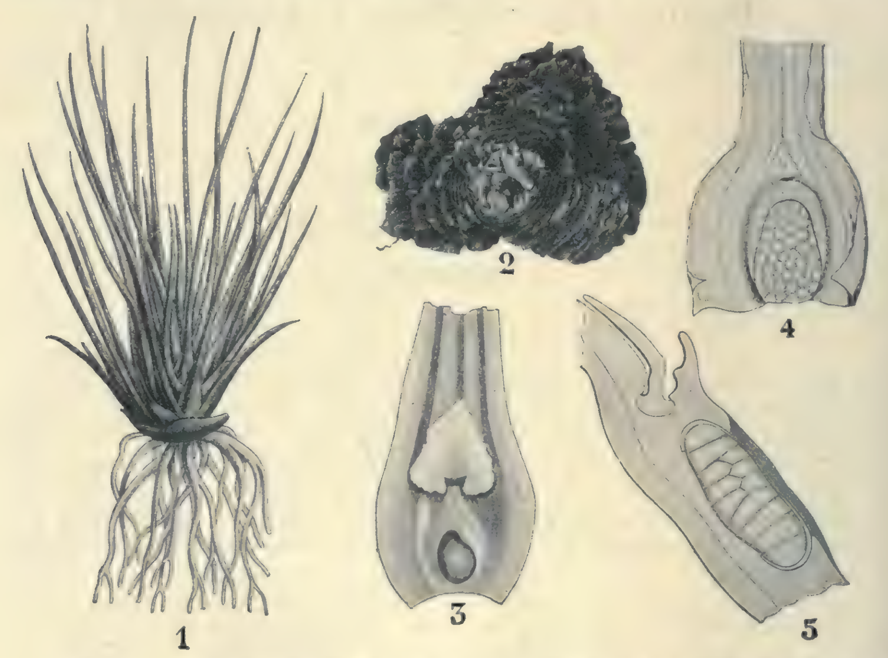


Fig. 377. 1—3 Isoetes lacustris. 4 I. Bolanderi. 5 I. lacustris. 1 und 3 nach LUERSSEN, 2 Original, 4 nach CAMPBELL, 5 nach HOFMEISTER. 1 Habitusbild. 2 Dreilappiger Stamm, von oben gesehen, nach Entfernung der Blätter. 3 Basis des fruktifizierenden Blattes, von der Innenseite gesehen. 4 Blattbasis mit Makrosporangium. 5 Längsschnitt des basalen Teiles eines Sporophylls mit seinem Mikrosporangium.

Tillandsia erinnern (Fig. 377, 1). Mit einem Baggernetze herausgeholt, entpuppen sie sich als große Exemplare der stets submersen *Isoetes lacustris.*

Eigentümlicherweise scheint diese Pflanze gegen das Ende der Vegetationsperide ihre Sporophylle abzuwerfen, welche dann auf dem Wasser schwimmen und so zweifellos zur Verbreitung der Sporen beitragen. Sie können im Herbst einen breiten Rand am Ufer des Sees, wo sie der Wind hintreibt, bilden, und die Anhäufung von Millionen solcher herumtreibender Sporophylle — man hätte leicht einen Eisenbahnwagen voll sammeln können — führte zur Entdeckung der Pflanze. Im selben See kommt auch *Isoetes echinospora* vor. Ob beide aber noch lange dort ausharren werden, ist bei der zunehmenden Kultur, welche

in den Niederlanden leider immer mit Erniederung des Wasserstandes gepaart ist, zweifelhaft.

Betrachten wir die Pflanze etwas näher, so sehen wir an ihrer Basis zahlreiche dichotom verzweigte Wurzeln (Fig. 377, 1), welche tief in den humusreichen Sandboden des Sees eindringen und die Pflanze solide befestigen. Von einem Stengel ist von außen nichts zu sehen, er ist ganz zwischen den Blättern der Rosette verborgen.

Entfernen wir gegen Ende der Vegetationsperiode die Blätter von außen nach innen fortschreitend, so finden wir nacheinander

1) Sporophylle mit Makrosporangien,
2) Sporophylle mit Mikrosporangien,
3) Laubblätter.

Letztere sind jetzt noch klein, sie werden erst im Frühjahre entfaltet, und die Pflanze beginnt also jedes Jahr ihre Entwickelung mit der Entfaltung von Laubblättern, also ganz normal. Dann werden Makrosporophylle und schließlich Mikrosporophylle gebildet, und während die älteren Laubblätter zugrunde gehen, werden inzwischen wieder neue angelegt. Während des Winters und vielleicht auch noch während der nächsten Vegetationsperiode wirft sie dann ihre Sporophylle ab.

Nachdem wir Sporophylle und Blätter entfernt haben, bleibt ein gelbweißer, knolliger, flacher Stamm übrig, der an alten Exemplaren zwei- oder dreilappig (Fig. 377, 2) ist. In den Gruben zwischen den Lappen entspringen die Wurzeln. Der Stamm kann sich bisweilen verzweigen, die normale Verzweigung beruht auf Dichotomie, sie ist bis jetzt nur viermal, stets von SOLMS-LAUBACH, beobachtet worden; unregelmäßige Adventivsprossungen sind häufiger. Aus vorstehendem geht also hervor, daß *Isoetes* eine perennierende Pflanze ist mit meistens unverzweigtem knolligen Stamm, der in regelmäßiger Reihenfolge Laubblätter, Makrosporophylle und Mikrosporophylle bildet und immergrün ist.

Betrachten wir jetzt einmal ein

Makrosporophyll.

Das pfriemenförmige Blatt verbreitert sich an der Basis zu einer breiten Scheide mit membranartigem Rande (Fig. 377, 3). Nahe der Basis befindet sich auf der adaxialen Seite eine eiförmige, bedeutende Vertiefung, welche ganz von dem Sporangium gefüllt wird (Fig. 377, 3, 5).

Diese Vertiefung, in welcher das Sporangium liegt, wird Fovea genannt. Am Rande der Fovea befindet sich eine halbmondförmige Membran (Fig. 377, 4), das Indusium oder Velum, welches den Rand des Sporangiums zum Teil bedeckt. Etwas oberhalb der Fovea finden wir eine dreieckige Schuppe (Fig. 377, 3, 4), die Ligula.

Die Mikrosporophylle sind genau so wie die Makrosporophylle gebaut.

Auf dem Querschnitt sind die Makrosporangien, sogar abgesehen von den Verschiedenheiten in Zahl und Größe der Sporen, von den Mikrosporangien leicht zu unterscheiden.

Beide sind durch sterile Gewebeplatten, sogenannte Trabeculae, gekammert (Fig. 387, 8); diese Gewebeplatten sind bei den Makrosporangien unverzweigt, nicht anastomosierend, während sie bei den Mikrosporangien durch ihre Seitenzweige oft anastomosieren.

Auf dem Längsschnitt (Fig. 377, 5) sehen wir, daß die Ligula, wie bei den *Selaginellen,* mit einem Glossopodium in der Ligulargrube eingepflanzt ist. Die Ligula enthält weder Chlorophyll noch Stärke.

Das zwischen der Ligulargrube und der Fovea gelegene Gewebe trägt den Namen Sattel. Es ragt an der Seite der Ligula (Fig. 377, 5) lippenförmig hervor, und dieses Stück wird denn auch Labium genannt.

Ligulargrube und Fovea liegen also in der Mediane der Blattscheide, das Gewebe um die Fovea herum ist schwammig und durch die Luft in den Intercellularräumen milchweiß; es trägt den Namen Hof oder Area. Es ist ziemlich dick und außen noch von dem dünnen, zunächst farblosen und durchsichtigen, bei *I. lacustris* aber bald bräunlich und undurchsichtig werdenden Flügelrand der Blattscheide begrenzt.

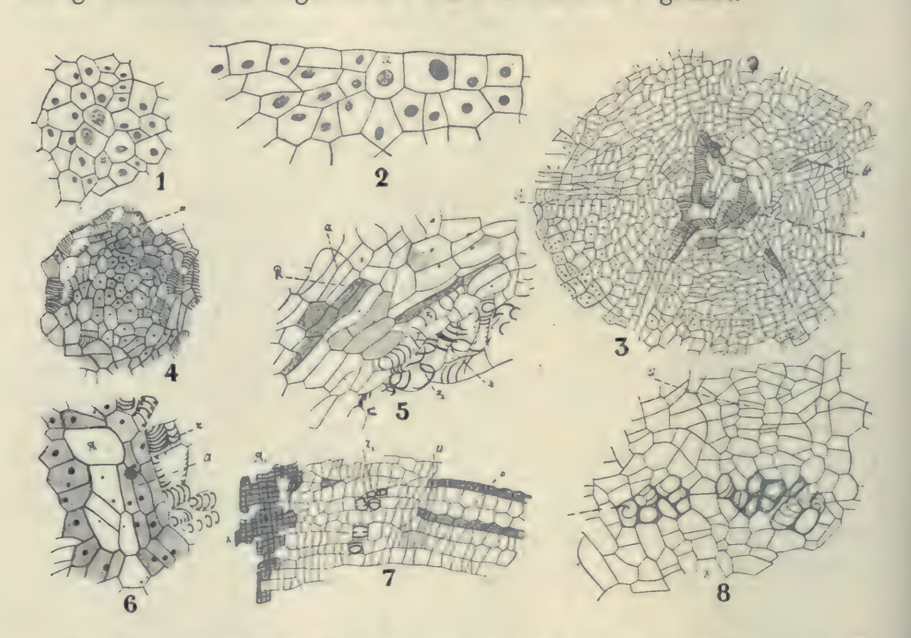


Fig. 378. Anatomie des Stammes von Isoetes hystrix, nach SCOTT und HILL. 1 Vegetationspunkt des Stammes, Querschnitt nahe der Spitze, die zwei großen Zellen in der Mitte sind möglicherweise die Scheitelzelle mit einem ihrer Segmente. 2 Medianer Längsschnitt der Stammspitze, a Scheitelzelle. 3 Querschnitt durch den oberen Teil der Stele eines jungen Stammes, x primäres Xylem, lt Blattspur, cb Cambium, die kernlosen Zellen zwischen Cambium und Xylem gehören größtenteils dem Phloem an. 4 Querschnitt durch das Xylem der Stele in der Nähe der Stammspitze, x Xylemelemente, die Differenzierung noch nicht bis zum Zentrum vorgeschritten. 5 Peripheres Gewebe der Stele im Querschnitt, x Teil des primären Xylems, x_2 sekundäres Xylem in Differenzierung begriffen, ph Phloem, gegitterte Zellwände zeigend. 6 Querschnitt beim Anfang des Dickenwachstums, x primäres Xylem, cb Cambium, ph Phloem außerhalb des Cambiums liegend. 7 Sekundäres Gewebe im Längsschnitt, x Richtung des primären Xylems, ph_2 zusammengedrücktes sekundäres Phloem, x_2 sekundäres Xylem, cb Cambium, c sekundäre Rinde. 8 Querschnitt, gut entwickeltes sekundäres Xylem zeigend.

Die sterilen Blätter unterscheiden sich von den fertilen bloß durch das Fehlen von Fovea und Sporangien. Ligula und Labium sind also vorhanden, aber nach unten hin setzt sich das Gewebe ununterbrochen in das der Area fort. Der anatomische Aufbau des Blattes kann nun, nachdem wir die Verschiedenheiten zwischen sterilen und fertilen Blättern besprochen haben, für beide Arten von Blättern zusammen erörtert werden.

Etwas oberhalb der Blattscheide erscheinen vier Lufträume (Fig. 381, 7), die sogenannten Lacunae, welche die ganze Länge des Blattes durchlaufen,

aber durch Diaphragmata, ein- bis zweischichtige Querplatten, gekammert werden. Oberwärts werden sie enger und können sogar in einiger Entfernung von der Spitze ganz aufhören. Von außen betrachtet, sind die Diaphragmata als dunkle Querstreifen sichtbar.

In der Blattbasis wurden von HILL („On the presence of Parichnos in Recent Plants", Annals of Botany, 1904) Schleimkanäle entdeckt, welche durch Zerstörung von Parenchymsträngen entstehen. Es verläuft deren einer an jeder Seite des Gefäßbündels, und sie werden, da sie genau so wie der Parichnos der *Lepidodendra* verlaufen, von HILL denn auch Parichnos genannt.

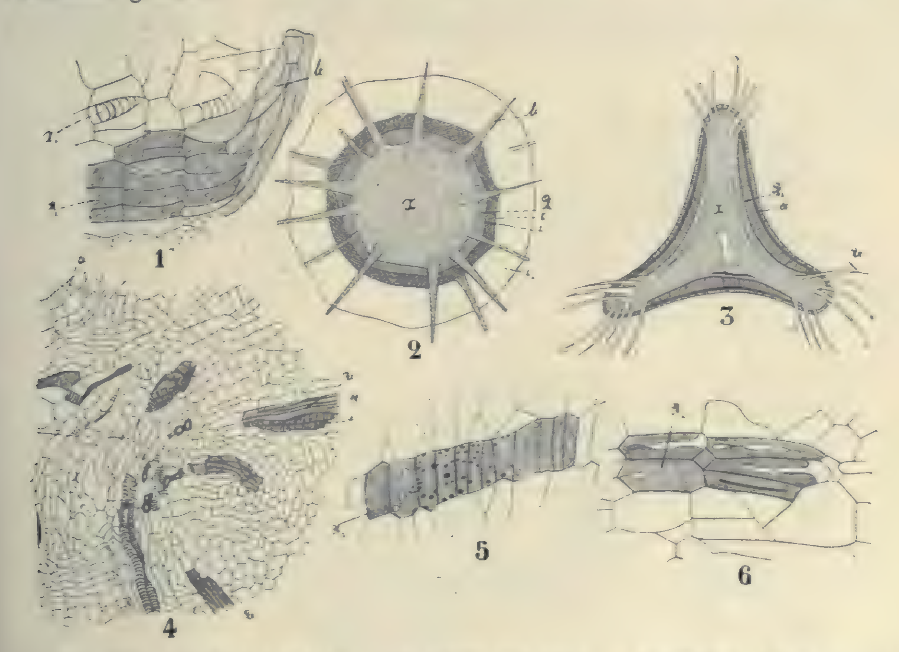


Fig. 379. Isoetes hystrix, nach SCOTT und HILL. 1 Sekundäres Xylem x_2 und Phloem ph_2 im Querschnitt. lt Phloem der Blattspur, als Fortsetzung von dem des Stammes. x Richtung des primären Xylems. 2 Schematischer Querschnitt durch den oberen zylindrischen Teil der Stele. x primäres Holz, ph_2 sekundäres Phloem, x_2 sekundäres Xylem, cb Cambium, c_2 sekundäre Rinde, lt Blattspur. 3 Schematischer Querschnitt durch den unteren dreieckigen Teil der Stele. Rt Adventivwurzel, die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 2. 4 Querschnitt durch einen der Schenkel des dreieckigen Teiles der Stele. x primäres Holz, stark desorganisiert. 5 Phloem ph_2 aus dem Stamme, die durchlöcherten Zellwände und den Anfang der Callusbildung zeigend. 6 Zusammengedrückte Phloemzellen.

Im Blatte verläuft nur ein kollaterales Gefäßbündel, das bei *I. lacustris* recht einfach gebaut ist (Fig. 381, 7). Das Xylem ist nämlich sehr wenig entwickelt, es besteht hauptsächlich aus Parenchymzellen, zwischen welchen einige wenige Ring-, Spiral- und Netztracheiden verlaufen. Das Leptom enthält keine deutlichen Siebgefäße, sondern prismatische, dünnwandige, lange Zellen, welche nach außen von dickwandigen Zellen, die RUSSOW als Protoxylem betrachtet, umgeben sind. Dieses Phloem liegt an der Außenseite des Xylems, zeigt aber einige Neigung, um dasselbe herum zu wachsen.

Im dicken kurzen Stamm finden wir eine zentrale Stele, welche nicht stammeigen ist, sondern aus der Fusion der Blattbündel entsteht

(Fig. 378, 3), nach SCOTT ist aber bei *I. hystrix* eine kurze stammeigene Stele vorhanden.

Das zentrale Xylem der Stammstele ist aus sehr kurzen Spiral- und Netztracheiden zusammengesetzt, zwischen welchen Holzparenchym vorhanden ist.

Um dieses Xylem herum liegt FARMERS prismatische Schicht, welche nach RUSSOW aus Phloem besteht und mit dem Phloemteil der Blattbündel zusammenhängt. Die ganze Struktur deutet auf eine Reduktion hin, wohl infolge der aquatischen Lebensweise; darauf deutet auch das völlige Fehlen von Spaltöffnungen bei *I. lacustris.*

Außerhalb der prismatischen Schicht entsteht in dem Parenchym eine ununterbrochene Zone meristematischer Zellen: das Cambium. Nach

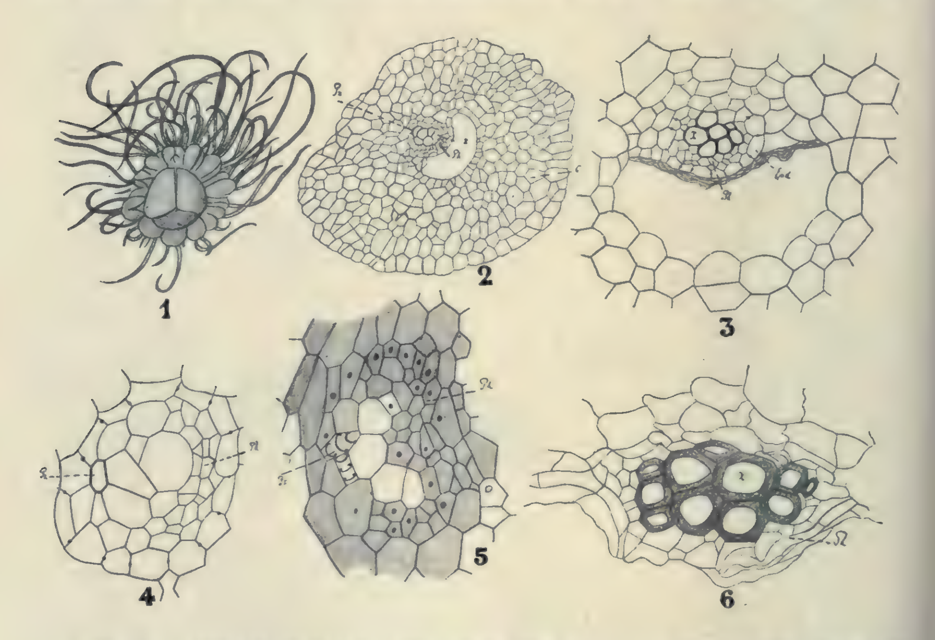


Fig. 380. Isoetes hystrix, nach SCOTT und HILL. 1 Ganze Pflanze, schief von unten gesehen, nach Entfernung der Wurzeln und der Blattbasen, die drei Gruben und die Sporophylle zeigend. 2 Querschnitt durch eine Wurzel. x Xylem, Px Protoxylem, Ph Phloem, c Rinde. 3 Querschnitt durch den zentralen Teil der Wurzel, die Stele und dem Intercellularraum zeigend. End Endodermis. 4 Junge Wurzelstele im Querschnitt, Px Protoxylem, die einzigen bis jetzt verholzten Elemente. Ph Phloem, der Endodermis anliegend. 5 Junge Wurzelspur in der Nähe der Stammstele im Querschnitt. 6 Querschnitt durch die Wurzelstele an der Basis einer dichotomen Verzweigung.

innen bildet dieses Cambium Phloem resp. prismatische Zellen und Xylem, nach außen sehr stärkereiche Rindenzellen, welche ganz außen nach und nach abgeworfen werden.

Isoetes zeigt also ein ausgesprochenes Dickenwachstum, aber von einem eigentümlichen Typus. Nach SCOTT und HILL soll aber *I. hystrix* zunächst normales Dickenwachstum zeigen, d. h. nach innen Xylem, nach außen Phloem bilden; dieser Modus wird aber bald von dem oben beschriebenen ersetzt.

Die Wurzeln stehen in zwei Reihen (Fig. 379, 3) in den Gruben des Stammes.

Nach älteren Beobachtern wachsen sie mittels einer gewöhnlichen Scheitelzelle, nach FARMER (Ann. of Bot., 1889) ist dies aber nicht ganz richtig.

Die Wurzeln, welche monarch sind, zeigen darin die meiste Uebereinstimmung mit den Appendices der *Stigmarien,* und SCOTT weist darauf hin, daß sie nicht nur durch ihre dichotomische Verzweigung daran erinnern, sondern daß auch die Eigentümlichkeit der Lappen des *Isoetes*-Stammes, nach unten in den Boden hineinzuwachsen, die Ableitung dieser Stammlappen von *Stigmarien*-artigen Organen nahe liegt. Daß die Verzweigung der Wurzeln eine echt dichotome ist, wurde von BRUCHMANN schon 1874 in der Jenaischen Zeitschrift für Naturwissenschaft nachgewiesen. Sie besitzen eine deutliche Wurzelhaube (Fig. 381, 4).

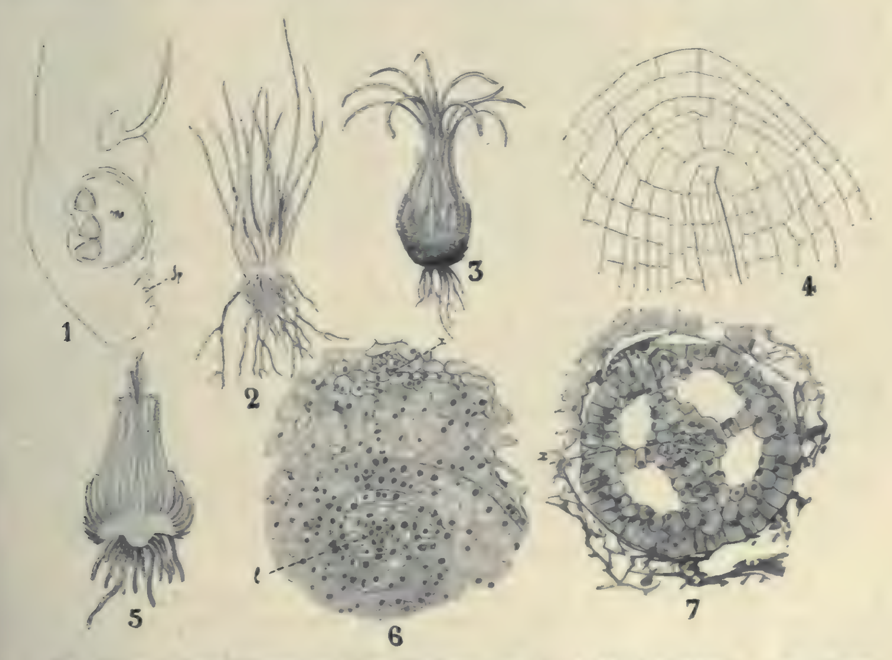


Fig. 381. 1 Sproßbildung an der Blattbasis von Isoetes lacustris, nach GÖBEL. Mo Makrosporangium, Sp Sproß. 2 Isoetes Bolanderi, nach CAMPBELL. 3, 5 Isoetes Duriaei DE BARY, nach SADEBECK. 3 Habitus, 5 Längsschnitt. 4, 6, 7 I. lacustris, nach FARMER. 4 Längsschnitt einer jungen Wurzelspitze. 6 Querschnitt eines jungen Blattes, l eingeschlossen in der Ligula des nächst älteren Blattes usw., x Tracheiden. 7 Querschnitt eines Blattes, x Tracheiden.

Sehr eigentümlich ist das von GÖBEL konstatierte, gelegentliche Vorkommen adventiver Sprosse an der Blattbasis (Fig. 381, 1) der normalen sporangientragenden Sporophylle.

Das bildet in gewissem Sinne einen Uebergang zu der zuerst von GÖBEL beobachteten, später von MER (1881, De l'influence exercée par le milieu sur la forme, la structure et le mode de reproduction de l'Isoetes lacustris, C. R. de l'ac., T. XCII) beschriebenen Aposporie. Diese Aposporie, die Bildung von jungen Pflänzchen ohne Vermittlung von Sporen aus den Blättern, ist bei *I. lacustris* nur in dem tiefen Wasser des Longemer-See in den Vogesen beobachtet worden; dort

findet man Pflanzen, welche weder Makro- noch Mikrosporangien bilden, sondern an deren Stelle auf vegetativem Wege junge Pflänzchen aus ihren Blättern hervorsprossen lassen.

Während die submerse *I. lacustris*, wie gesagt, keine Stomata entwickelt, gibt es andere submerse Arten, z. B. die kalifornische *I. Bolanderi*, mit einigen wenigen Stomata, während Landformen, wie *I. hystrix* und *I. Duriei*, in ausgiebiger Weise Stomata bilden. Letztere Formen können in der trocknen Periode ganz brüchig werden, wie ich bei Oran, auf der Grenze von Algerien und Marokko, wo diese Pflanze häufig ist, konstatieren konnte.

Das Velum kann, da es distal steht, wohl kaum mit dem um das ganze Sporangium von *Lepidocarpon* oder *Miadesmia* herumwachsenden Integument verglichen werden, auch ist sein Vorkommen keineswegs konstant, und es ist keine Beziehung zu dem Standorte dabei erkenntlich. So besitzt z. B. die thessalische, stets submerse *I. Heldreichii* gar kein Indusium und die nur zeitweilig submerse australische *I. Drummondii* ebensowenig.

Bei der stets submersen *I. lacustris* ist das Indusium unvollständig, indem es das Sporangium nur am Rande bedeckt, und ebenso verhält sich die amphibische amerikanische *I. saccharata*.

Hingegen hat die neuseeländische stets submerse *I. Kirkii* ein das Sporangium vollkommen bedeckendes Indusium, ebensogut wie die rein terrestrischen *I. hystrix* und *I. Duriaei*.

Es gibt aber wohl einen Unterschied in den Sporophyllen zwischen den stets weiterwachsenden submersen oder amphibischen Arten einerseits und den terrestrischen andererseits. Während nämlich die Sporophylle bei den ersteren, wie wir sahen, in der Form nicht von den vegetativen Blättern abweichen, sind sie bei letzteren (Fig. 381, 3, 5) auf den Vaginalteil reduziert.

Betrachten wir, nachdem wir die erwachsene Pflanze haben kennen lernen, jetzt deren Entwickelung und fangen wir dabei mit der

Keimung der Mikrosporen

an. Da *Isoetes lacustris* vor längerer Zeit von Hofmeister (1862) und Millardet (1869) untersucht wurde, und die Resultate, welche Belajeff an *I. setacea* und *I. Malinveriana* gewann, davon abweichen, wodurch die Hofmeisterschen Resultate für *I. lacustris* zweifelhaft werden, will ich lieber die Keimung unserer anderen einheimischen Art, der *I. echinospora*, welche vor kurzem von Campbell untersucht ist, hier besprechen.

Die reifen, mehr oder weniger bohnenförmigen, bei der untersuchten var. *Braunii* stachellosen Mikrosporen werden während des Winters oder zeitig im Frühjahr frei durch Faulen der Sporangiumwand.

Holt man sie aber im Herbst oder im Winter aus den Sporangien, so keimen sie leicht. So erhielt Campbell aus im Dezember ausgesäten Sporen in 2 Wochen freie Spermatozoen.

Die reife Spore ist chlorophyllos, enthält aber viel Oeltropfen (Fig. 382, 1), kleine Stärkekörner und Albuminate als Reservesubstanzen.

Die Keimung verläuft folgendermaßen. Die erste Wand schneidet eine kleine Zelle A (Fig. 382, 1) ab, welche keine weitere Entwickelung zeigt. Darauf entsteht im übrig gebliebenen Teile eine schiefe Wand, welche die Zelle B (Fig. 382, 1) abschneidet, und eine diese kreuzende

Wand, welche den Rest der Spore in die Zellen C und D (Fig. 382, 2) zerlegt.

Nach BELAJEFF ist nur die Zelle A als rudimentäres Prothallium zu betrachten und die große Zelle als die Antheridiummutterzelle, denn *I. echinospora* bildet meistens nur ein Antheridium.

Nach der Auffassung GÖBELS aber sind die Zellen A, B, C alle Prothalliumzellen, und nur die Zelle D ist die Antheridiummutterzelle. Letzterer Auffassung möchte ich beipflichten, da dadurch eine völlig gleiche Prothalliumentwickelung bei allen heterosporen *Pteridophyten* erzielt wird. Die Zelle D teilt sich dann noch durch eine Perikline, in die Deckelzelle E und die Spermatozoenmutterzelle D^1 (Fig. 382, 3),

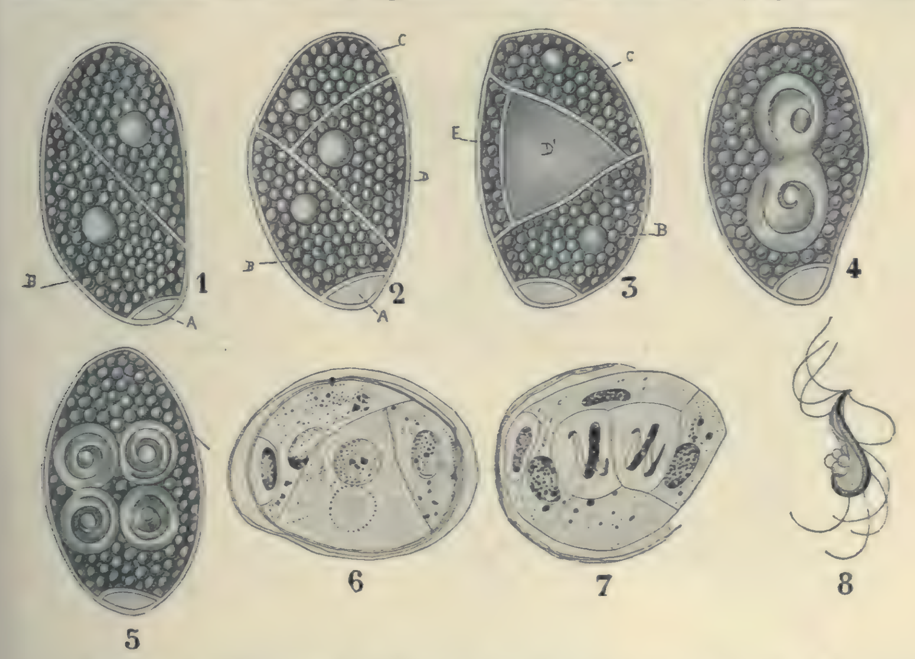


Fig. 382. 1—5 Keimung der Mikrosporen von Isoetes setacea. 6, 7 Antheridienentwickelung bei I. echinospora var. Braunii. 8 Spermatozoide von I. Malinverniana. Alles nach BELAJEFF.

welche in vier Spermatiden zerfällt (Fig. 382, 5), deren jede ein polyciliates Spermatozoon produziert (Fig. 382, 8).

CAMPBELL sah bisweilen die Spermazellen in zwei Gruppen liegen, und BELAJEFF gibt an, daß auf dem Stadium der Fig. 382, 2 die Zelle D bisweilen noch eine in der Ebene des Papiers liegende Wand bildet, und daß jede der so entstandenen Zellen dann eine Deckelzelle abschneidet. In diesem Falle würde also *Isoetes* zwei Antheridien bilden, wie das bei *Marsilia* normal der Fall ist.

Verfolgen wir jetzt die

Makrosporenkeimung.

Die Makrosporen sind sehr viel größer als die Mikrosporen und tetraedrisch statt bilateral. Sie sind fast kugelig und zeigen deutlich

die drei konvergierenden Linien, welche ihren tetraedrischen Ursprung verraten.

Im Innern der Spore wird später das farblose Prothallium gebildet, welches die Spore ganz ausfüllt und dessen Archegonien bloß durch die Spalten der Sporenmembran, welche an den 3 Rippen entlang laufen, mit der Außenwelt in Verbindung stehen.

Dies geschieht in folgender Weise. In der Spore (Fig. 383, 2), welche als Reservematerial Oel, Stärke und Albuminate führt, befindet sich ein großer Nucleus. Dieser teilt sich zunächst in 2 (Fig. 383, 5), dann in 4, 8 usw. Kerne, bis schließlich 30—50 Kerne gebildet sind, welche viel kleiner als der Makrosporennucleus, aber reicher an Chromatin sind.

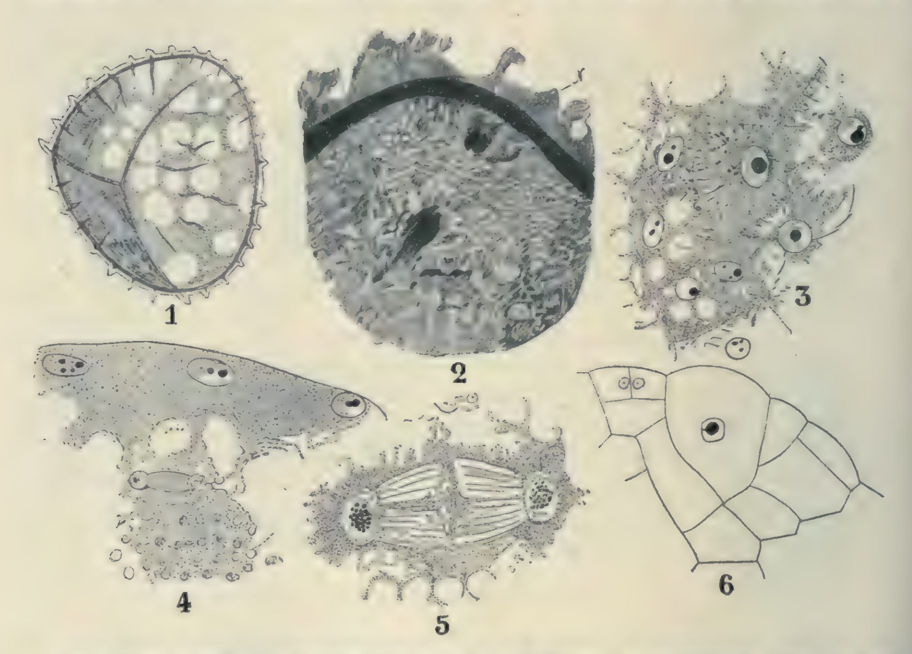


Fig. 383. Erste Keimungsstadien der Makrosporen. 1 Makrospore von Isoetes lacustris, nach HOFMEISTER. 2 Querschnitt einer Spore. N Nucleus, den Nucleolus zeigend. 3—6 I. echinospora var. Braunii, nach CAMPBELL. 5 Teilung des Makrosporenkernes. 4 Stadium mit vier freien Kernen. 3 Anfang der Prothalliumbildung. 6 Längsschnitt durch die Spitze eines jungen Prothalliums, die Mutterzelle des ersten Archegons zeigend.

Freie Zellbildung schreitet nun von der Peripherie nach dem Zentrum hin fort (Fig. 383, 3; Fig. 384, 1), so ziemlich in derselben Weise wie bei der Bildung des Endosperms bei den *Phanerogamen*. Schließlich ist die Spore ganz mit Prothallium gefüllt (Fig. 384, 4), welches an dem Pole, wo die Archegonien entstehen werden, kleinzelliger ist als am gegenüberliegenden Pole. Alsbald fällt eine periphere dreieckige Zelle durch ihre besondere Größe auf (Fig. 384, 6). Es ist dies die Mutterzelle des ersten Archegoniums.

Sie teilt sich alsbald durch eine Perikline in eine Deckelzelle und eine innere Zelle (Fig. 384, 7), die primäre Zentralzelle. Die Deckelzelle teilt sich nun zunächst durch zwei gekreuzte Längswände in 4 (Fig. 384, 5), jede von diesen teilt sich durch eine Querwand in 2

übereinander gelegene Zellen (Fig. 384, 8). und dieses wiederholt sich, bis 4 übereinander gelegene Zellen entstehen, wodurch 4 Reihen von Deckelzellen gebildet sind, je 4 Etagen hoch (Fig. 384, 3, 4).

Eine Querwand in der Zentralzelle bildet die Halskanalzelle und die sekundäre Zentralzelle (Fig. 384, 2), welche letztere alsbald durch eine Querwand in Bauchkanalzelle und Eizelle zerlegt wird (Fig. 384, 8). In der Halskanalzelle teilt sich später der Nucleus (Fig. 384, 8), aber eine Wand wird darin nicht mehr gebildet. Nach Resorption der Wände und Energiden der Kanalzellen liegt das abgerundete Ei mit seinem großen Nucleus im Archegon, der Befruchtung zugänglich (Fig. 384, 3).

Nach Hofmeister wird bei *I. lacustris* zunächst nur ein Archegon gebildet, und wenn dieses befruchtet wird, wird kein anderes angelegt.

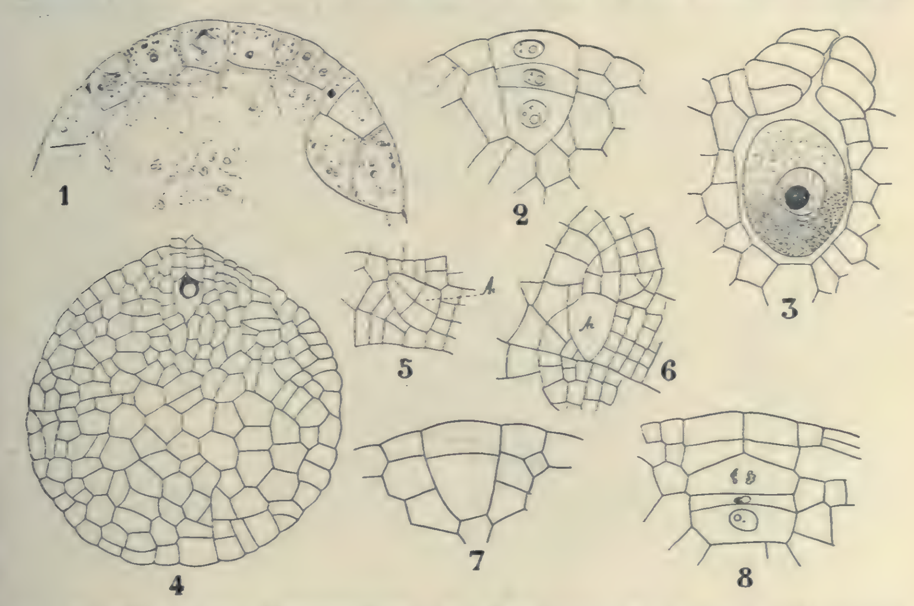


Fig. 384. Weitere Keimungsstadien der Makrosporen von Isoetes echinospora var. Braunii, nach Campbell. 1 Längsschnitt durch die Spitze eines weiblichen Prothalliums, die ersten Zellbildungen zeigend. 7, 2, 8, 3 Aufeinander folgende Stadien der Archegonentwickelung. 4 Längsschnitt durch ein reifes weibliches Prothallium. 5, 6 Zwei aufeinander folgende Querschnitte durch die Scheitelregion eines jungen Prothalliums. Ar Erstes Archegon.

Bei *I. echinospora* fand Campbell aber, daß, noch bevor das erste Archegon fertig ist, zwei andere angelegt werden, welche bald nach dem ersten reif sind.

Im Falle daß keines dieser primären Archegonien befruchtet wird, können noch 5 oder 6 sekundäre gebildet werden; bei *I. lacustris* fand Kienitz-Gerloff sogar bis 30 sekundäre Archegonien.

Wie wir sehen, stimmt die Prothalliumbildung in der Makrospore fast ganz mit der von *Selaginella* überein.

Betrachten wir jetzt einmal die

Embryoentwickelung.

Die Zygote teilt sich zunächst durch eine etwas schiefe Querwand in eine hypobasale und in eine epibasale Zelle (Fig. 385, 1), welche durch eine

zur ersteren senkrechte Wand in Quadranten zerfallen (Fig. 385. 4). Die zwei hypobasalen Quadranten bilden nun den Fuß, die beiden epibasalen den Kotyledon und die primäre Wurzel (Fig. 385, 2). Auf diesem Stadium ist also von einem Stammvegetationspunkte noch nichts zu sehen; dieser wird erst später angelegt, vermutlich aus dem Wurzelquadrant, da er aber erst gut sichtbar wird, nachdem die Quadranten undeutlich geworden sind, läßt sich dies schwer entscheiden. Die Oktantenteilung, wenn auch nicht deutlich, ist vorhanden.

Jedes Organ scheint zunächst mittels einer tetraëdrischen Scheitelzelle zu wachsen, dies hört aber bald auf, und weiteres Wachstum findet mittels einer Initialgruppe statt.

An der Basis des Kotyledon sehen wir bald eine Zelle erscheinen, welche auffallend größer als die anderen ist (Fig. 385, 5), es ist dies

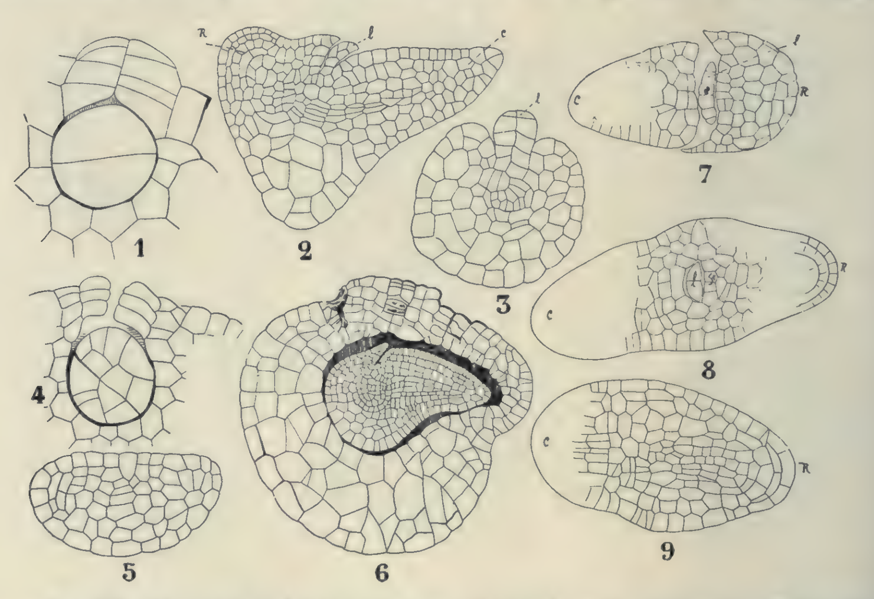


Fig. 385. Isoetes echinospora var. Braunii, nach CAMPBELL, Embryoentwickelung. 1 Zweizelliger Embryo innerhalb des Archegons. 4 Embryo mit außerordentlich regelmäßigen Teilungen. 5 Medianer Längsschnitt eines jungen Embryos, die dreieckige Zelle oben in der Mitte ist die Mutterzelle der Ligula. 3 Querschnitt eines älteren Embryos, die Ligula zeigend. 2 Medianer Längsschnitt eines Embryos, kurz vor dem Hervorbrechen der Kotyledonen. l Ligula. 7, 8, 9 Aufeinander folgende Querschnitte eines ziemlich alten Embryos. R Wurzel, C Kotyledon, St Stamm, l Ligula. 6 Alter Embryo, noch im Prothallium eingeschlossen.

die Mutterzelle der Ligula. Sie wölbt sich bald empor und teilt sich, wie HOFMEISTER bemerkt, in der Weise einer Brutknospe von *Marchantia*. Wir haben schon auf S. 22 bei der Besprechung des Farnembryos bemerkt, daß GÖBEL betonte, daß Zellkomplexe derselben Form, welche sich zu irgendeinem Organe entwickeln werden, sich in ziemlich gleicher Weise teilen; wir haben hier ein weiteres Beispiel dieser Regel. Ungefähr zugleich mit dem Erscheinen der Ligula sehen wir eine Einschnürung auftreten (Fig. 385, 6), welche Kotyledon und Wurzel trennt. Die Basis der Wurzel wächst nun zu einem halbkreisförmigen Wulst aus, welcher eine Scheide um die Ligula und die Basis des Kotyledons

bildet (Fig. 385, 3, 2), und so entsteht eine tiefe Spalte, auf deren Boden die Stengelspitze angelegt wird. Der Fuß, der, wie wir sahen, aus zwei hypobasalen Quadranten besteht, ragt nur wenig hervor; der ganze Embryo ist noch im Prothallium eingeschlossen.

Die Initialen der Wurzel- und Blattbündel treten so nahe am Zentrum des Embryo auf, daß es unmöglich zu sagen ist, ob sie aus dem Wurzel- oder dem Kotyledonquadranten entstehen, von dort aus treten sie in diese Organe ein. Im Kotyledon treten alsbald die für Blätter charakteristischen Lakunen, jedoch noch nicht in der Vier-, sondern in der Zweizahl auf, und auch das Wurzelgewebe wird lakunös.

Schließlich durchbricht der Embryo das Prothallium, der Kotyledon wächst aufwärts, die Wurzel biegt nach unten um und befestigt das



Fig. 386. Erste Stadien der Sporangiumentwickelung von Isoetes echinospora, nach WILSON-SMITH. 1, 2 Medianer Längsschnitt eines jungen Sporophyllums, die Sporangiumanlage (schraffiert) zeigend. 3—8 Weitere Entwickelungsstadien des Sporangiums.

junge Pflänzchen im Boden des Sees. Das zweite Blatt entsteht in der Form eines Höckers an der vom Kotyledon abgekehrten Seite des Stengels, und dieses bildet an seiner Basis die zweite Wurzel. Die Divergenz ist also zunächst $^1/_2$, wird aber später nach HOFMEISTER $^1/_3$, $^2/_5$, $^3/_8$, $^5/_{13}$ und schließlich $^8/_{21}$.

Bevor wir nun von *Isoetes* Abschied nehmen, wollen wir noch die

Entwickelung der Sporangien und Sporen

verfolgen. BOWER (A theory of the Strobilus in Archegoniate Plants, Ann. of Bot., 1894, p. 343) und R. WILSON-SMITH (1900, The structure and development of the Sporophylls and Sporangia of Isoetes, Bot. Gaz., Vol. XXIX, p. 225—258; 323—346) wiesen nach, daß das Sporangium der *Isoetes*-Arten aus einer Gruppe von Epidermiszellen gebildet wird (Fig. 386, 1—3).

In diesen Epidermiszellen entsteht eine perikline Wand, wodurch eine epidermale primäre Sporangiumwand und ein subepidermales Archespor sofort differenziert werden können; meistens aber geschieht dies nicht, sondern die äußere Zellschicht fügt später durch perikline Teilungen noch Zellen am Archespor zu (Fig. 386, 4—8). Ungefähr zu gleicher Zeit mit der Bildung der ersten Archesporzellen entsteht das Velum (Fig. 387, 3) in direkter Verbindung mit dem jungen Sporangium, ja es scheint in einigen Fällen, als trüge diese Velumanlage zur Bildung von Archesporzellen bei. Bis auf dieses Stadium gibt es keinen Unterschied zwischen Makro- und Mikrosporangien.

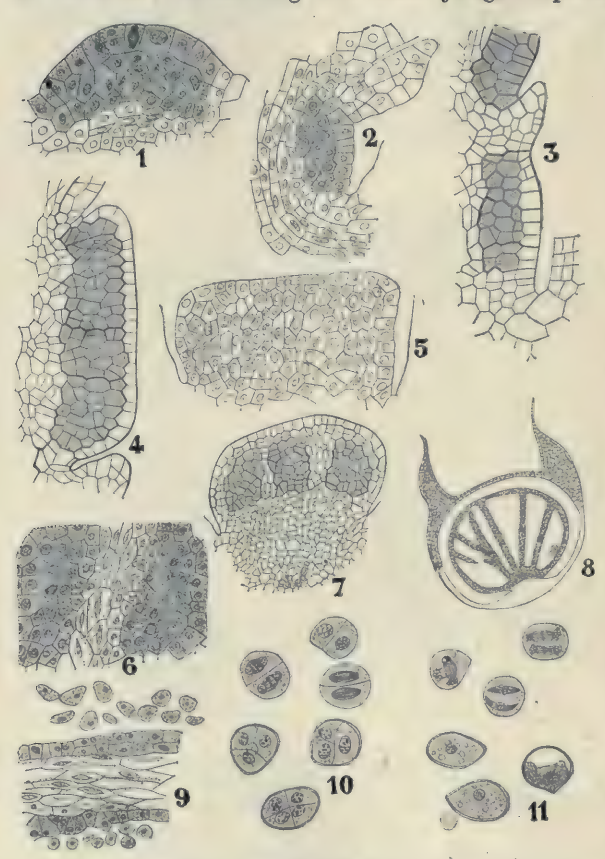


Fig. 387. Weitere Stadien der Sporangiumentwickelung, nach WILSON-SMITH, ausgenommen 3, 4, 7 nach BOWER. Erklärung im Text.

Das Archespor bildet sich nun durch Zellteilung zu einer kompakten, homogenen Masse um (Fig. 387, 1), welche alsbald durch eine deutliche, zunächst einschichtige Sporangiumwand begrenzt wird (Fig. 387, 2, 4).

Um die Zeit, wo die Teilungen der Archesporzellen allmählich aufhören, sieht man, daß in bestimmten Streifen (Fig. 387, 6) die Teilungen geringer werden, und daß sich diese Streifen weniger stark tingieren. Es sind dies die jungen (Fig. 387, 7), später im Mikrosporangium (Fig. 387, 8) anastomosierenden Trabeculae. Diese (Figur 387, 9) sowohl, wie die primäre Sporangiumwand (Fig. 387, 7) bilden nun die Tapetumzellen, welche ebensowenig wie bei *Lycopodium* und *Selaginella*, aufgelöst werden.

Sämtliche Archesporzellen des Mikrosporangiums werden Sporenmutterzellen, welche je vier Sporen von bilateralem Typus bilden, wenn auch dazwischen wohl einzelne tetraedrische vorkommen (Fig. 387, 10, 11). Im Mikrosporangium werden bei *I. echinospora* 150 bis 300000 Mikrosporen gebildet.

Die Makrosporangien-Entwickelung.

Diese ist der Hauptsache nach, bis zur Entwickelung der hier nicht anastomosierenden Trabeculae, die gleiche wie bei den Mikrosporangien.

Dann tritt aber ein wichtiger Unterschied auf, nicht alle Archesporzellen werden nämlich zu Sporenmutterzellen, sondern manche bleiben steril und teilen sich bloß vegetativ weiter, nur einzelne entwickeln sich zu Sporenmutterzellen (Fig. 388, 1—3). Der Umstand, daß die nichtfertilen nicht, wie z. B. bei *Selaginella,* zugrunde gehen, sondern sich vegetativ weiter teilen, erinnert an das Verhalten bei den *Phanerogamen,* bei welchen nur eine der Archesporzellen fertil wird und den Embryosack bildet. Wir dürfen wenigstens wohl annehmen, daß im Nucellus der *Phanerogamen* steril gewordene Archesporzellen vorhanden sind.

Die Sporenmutterzellen haben nur eine Membran, welche Pektinreaktion gibt (Fig. 388, 5), alsbald entsteht an ihrer Innenseite eine zweite, ebenfalls aus Pektin bestehend (Fig. 388, 6). Darauf teilt sich

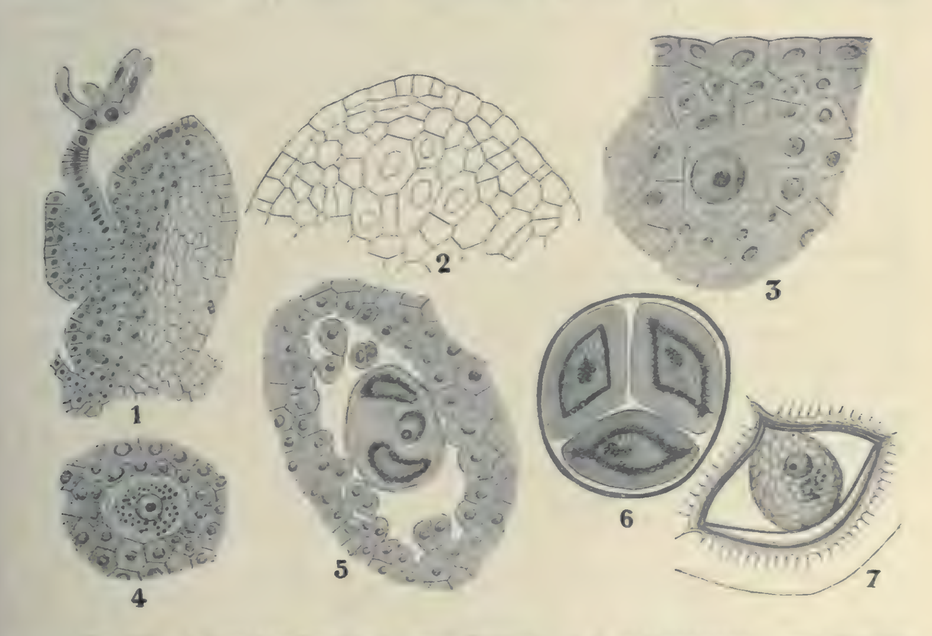


Fig. 388. 1 Isoetes Duriaei, nach FITTING. 2 I. echinospora, nach WILSON-SMITH. 3, 4, 5, 7 I. lacustris, nach FITTING. 6 I. Duriaei, nach FITTING. Erklärung im Text.

der Kern in vier, und die zwischen den tetraedrischen Sporen gebildeten Zellwände spalten sich, so daß jede Makrospore eine dünne Membran erhält. Innerhalb derselben entsteht eine neue dicke Membran (Fig. 388, 6), welche nur an dem zukünftigen Sporenscheitel und an den Scheitelkanten ziemlich dünn bleibt. Diese Membran bildet nun einwärts Ausstülpungen (Fig. 388, 6), welche die Form bilden, in welcher sozusagen die Warzen oder Stacheln gegossen werden, die später die Sporenmembran an ihrer Außenseite schmücken. Diese letztere, die definitive Sporenmembran, wird nun angelegt und folgt genau den Gruben und Vertiefungen in der dicken Membran. Dieses junge Exospor teilt sich später in drei Lamellen (Fig. 388, 7), darauf entsteht zwischen der Formmembran und dem Exospor das Perispor, und darauf wird ganz innen durch die Energide eine letzte Membran abgeschieden: das Mesospor, welchem schließlich innen als letzte Membran das Endospor auf-

gesetzt wird. Während dieser Veränderungen werden die Makrosporen von den sterilen Zellen, welche drüsig geworden sind, ernährt. Schließlich wird im Perispor und in den äußeren Schichten des sich noch verdickenden Exospors Kieselsäure abgelagert. Die Makrosporenenergiden sind also tüchtig geschützt.

Werfen wir nun einen Rückblick auf *Isoetes,* so läßt sich nur sagen, daß ihre systematische Stellung rätselhaft ist; ich habe oben auseinandergesetzt, daß ich der Cilienzahl, als einem sehr alten Merkmal, hohen phylogenetischen Wert beilege und deswegen *Isoetes* zu den *Filicineen* stelle, wo sie sich dann noch am besten mit den *Articulaten* in Verbindung bringen läßt. Ungezwungen ist dieser Anschluß — ich verhehle mir dies keineswegs — nicht. Wollen wir *Isoetes* von *Sphenophyllalen* oder lieber noch von unbekannten Ahnen der *Sphenophyllales* ableiten, so muß erstens angenommen werden, daß infolge der aquatischen Lebensweise der meisten Arten — die terrestrischen sind wohl sekundär zum Lande zurückgekehrt —, das zentrale Holz geschwunden ist und nur die Blattbündel übrig geblieben sind, welche sich zu einem rudimentären Stammbündel vereint haben.

Das Sporangium wäre dann einem *Sphenophyllum*-Sporangium homolog, das infolge seiner außerordentlichen Größe septiert worden ist zur besseren Ernährung der Sporen. Es läßt sich aber nicht leugnen, daß die Ligula und eben diese Trabeculae an *Lycopodinen* erinnern, daß die dichotome monarche Wurzel dies auch tut, und daß man sogar in den Stengellappen reduzierte Stigmarien sehen könnte. Zweifelhaft bleibt also die Stellung in hohem Grade, für mich ist die Cilienzahl ausschlaggebend gewesen, um sie bei den *Polyciliaten* unterzubringen, und die adaxiale Stellung der Sporangien, um den Anschluß bei den *Sphenophyllales* zu suchen.

Fünfunddreissigste Vorlesung.

Die Polyciliaten.

III. Die Filicales.

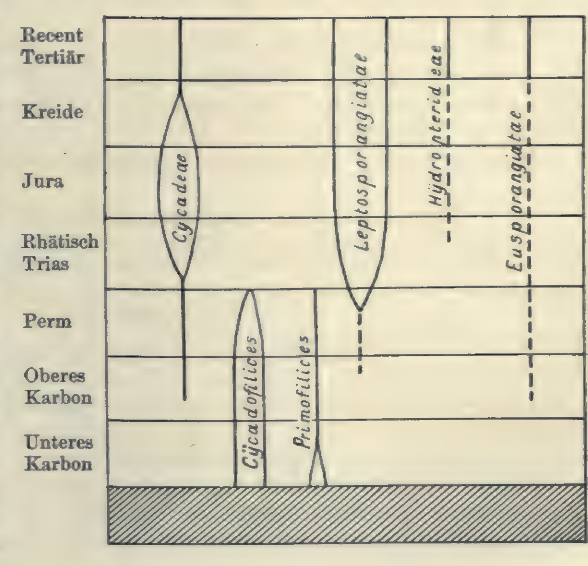
a) Die Primofilices.

Die rezenten *Filicales* können in zwei Gruppen, in *Leptosporangiaten* und in *Eusporangiaten,* eingeteilt werden; bei ersteren entsteht das Sporangium aus einer einzigen Epidermiszelle, bei letzteren aus einer Gruppe von Zellen.

Die Frage, welche von beiden Gruppen primitiv ist, schien früher leicht zu beantworten. Bis vor kurzer Zeit meinte man nämlich allgemein, daß im Karbon die Farne den dominierenden Teil der Flora bildeten und daß diese Farnflora hauptsächlich aus *Eusporangiaten,* zumal aus *Marattiaceen,* bestand.

Nach und nach aber hat es sich je länger je mehr herausgestellt, daß viele bis jetzt für *Marattiaceen* gehaltene Blätter in der Tat Blätter höherer Organismen, nämlich solche von *Cycadofilices,* gewesen sind, und es ist also nötig, zunächst zu erörtern, was wir von der Paläontologie der Farne wissen, und ob wir daraus vielleicht schließen können, welcher Typus der ältere gewesen ist, die *Eusporangiaten* oder die *Leptosporangiaten.* Wir werden uns dabei an Arbers Artikel: On the past history of the Ferns, Ann. of Bot., 1906, p. 216, halten.

Arber geht bei seinen Betrachtungen von einem neuen und meines Erachtens sehr richtigen Standpunkt aus. Er versucht nämlich festzustellen, in welcher Periode eine bestimmte Farngruppe das Maximum ihrer Entwickelung erreicht hat, und verfolgt dann eine solche Gruppe so weit zurück und so weit nach unserer Zeit hin, wie es die Tatsachen erlauben. So kommt er zu nebenstehendem Diagramm, welches besser als viele Worte das Resultat seiner Nachforschungen wiedergibt.



Um nur ein paar Beispiele zu nennen, sehen wir, daß die *Cycadeae* schon im mittleren Karbon vorhanden waren, in der Trias ihre eigentliche Entwickelung anfingen, im Jura ihr Maximum erreichten, anfänglich in der Kreide noch in großer Zahl vorhanden waren, dann aber sich zu vermindern anfingen, so daß in der Jetztzeit nur noch wenige Repräsentanten leben.

Die ersten sicheren *Leptosporangiaten*-Reste kennen wir aus dem Perm, wahrscheinlich auch aus dem Karbon, in der Trias entwickelten sie sich sehr schnell und erreichten im Jura eine hohe Entwickelung, welche bis jetzt so ziemlich dieselbe geblieben ist.

Betrachten wir nun das Diagramm mit Rücksicht auf unsere Frage, so sehen wir, daß die älteste Farngruppe die ist, welche Arber mit dem Namen *Primofilices* andeutet; sie war im unteren Karbon zu bedeutender Entwickelung gelangt. Das Maximum mag in noch tieferen Schichten gelegen haben; hingegen ist es nach Arber zweifelhaft, ob *Eusporangiaten* und *Leptosporangiaten* schon existierten, als die *Primofilices* ihre höchste Entwickelung schon erreicht hatten, ja es ist nach ihm sogar zweifelhaft, ob *Leptosporangiaten* und *Eusporangiaten* im Karbon überhaupt schon vorkamen.

Der Grund zu seinem Zweifel an dem Vorkommen von *Eusporangiaten* im Karbon liegt in dem Umstand, daß es sich herausgestellt hat, daß eine Anzahl für *Marattiaceen*-Fruktifikationen gehaltene Gebilde in der Tat Mikrosporangien von *Cycadofilices,* einer zwischen Farnen und *Cycadeen* vermittelnden Gruppe, gewesen sind. Der Grund, weshalb er an dem Vorkommen echter *Leptosporangiaten* im Karbon zweifelt, wurzelt in dem Umstand, daß seines Erachtens nicht immer mit Sicherheit zu entscheiden ist, ob ein im Karbon gefundenes Sporangium von *Leptosporangiaten*-Habitus in der Tat einem *Leptosporangiaten* oder einer *Primofilicinee* angehört hat.

Scott nimmt ungefähr denselben Standpunkt ein, er nimmt nämlich mit Arber an, daß es sehr gut möglich ist, daß im Karbon *Eusporangiaten* und *Leptosporangiaten* existiert haben, daß dies sogar w a h r s c h e i n l i c h der Fall gewesen ist, aber daß wir es bei unserer jetzigen Kenntnis nicht beweisen können.

Wohl können wir die Existenz von *Primofilices* beweisen, sowie die von *Cycadofilices,* und so ist es schließlich am wahrscheinlichsten, daß *Leptosporangiaten, Eusporangiaten* und *Cycadofilices* aus den *Primofilices* entstanden sind.

Betrachten wir also diese synthetische Gruppe der

Primofilices

etwas näher. Die bestbekannte hierhergehörige Familie ist die der

Botryopterideae,

eine Familie, welche 1896 durch Renault aufgestellt (Bassin Houillière et Permien d'Autun et d'Epinac, Fasc. IV, Flore fossile, 2ème partie, p. 33) und in folgender Weise beschrieben wurde: Die Familie der *Botryopterideae* ist bis jetzt (1896) nur aus Präparaten verkieselter Stücke bekannt, welche bei Autun, Grand Croix etc. gesammelt wurden, und aus einigen Abdrücken von St. Etienne, Sully etc.

Es sind Pflanzen, welche durch gewisse Merkmale von den Farnen abweichen, durch andere aber sich ihnen nähern. Die sterilen, wenig

bekannten Blätter, *Schizopteris*, *Cycadina* und *Schiz. pinnata* gehören hierher. Die Lamina war stark reduziert, und die Fruktifikationen saßen nicht, wie bei den Farnen, an der Unterseite der Blätter, sondern an den Spitzen ihrer äußersten Verzweigungen, welche aus Nerven ohne Parenchym bestanden. Dadurch erinnern sie also an *Thyrsopteris* oder an die *Osmunda*-Arten. Die Sporangien sind groß, 1 bis 2 mm lang, oblong, birnförmig oder gebogen, rund oder polyedrisch infolge gegenseitigen Druckes. Die Sporangiumwand besteht aus zwei Schichten, einer äußeren derben, in welcher sich ein wenigstens zwei Zellen breiter Ring differenziert, und einer inneren dünnen, schließlich verschwindenden Schicht, welche die äußere auskleidet.

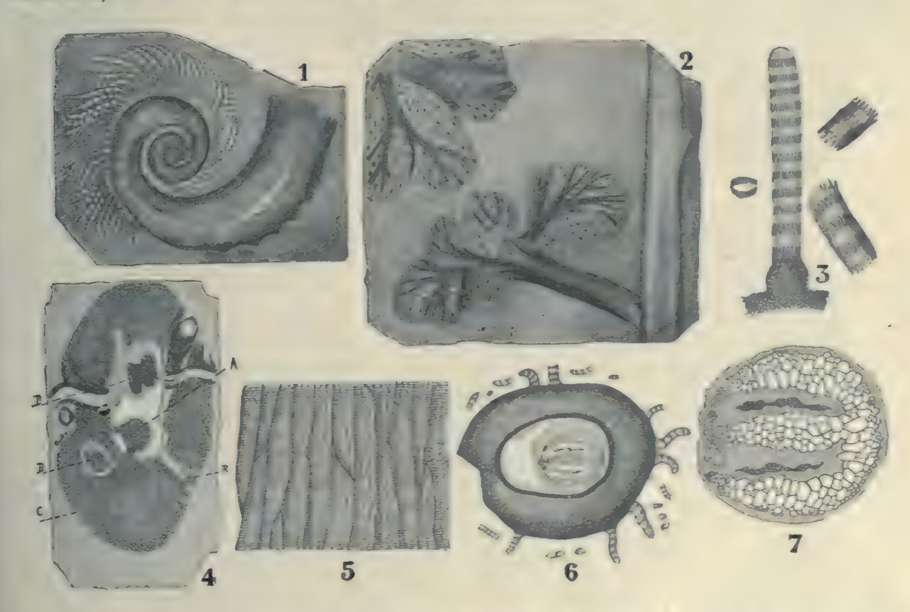


Fig. 389. Botryopteris. 1 B. species, sekundärer, noch eingerollter Wedel. 2 Ausgebreiteter Wedel von B. species. 3 Vergrößerte, artikulierte Haare. 4—7 B. forensis. 4 Querschnitt eines Stengels, A Holzzylinder aus Tracheiden gebildet, B schief durchschnittenes Blattbündel, von welchem der Querschnitt ein ω ist, C Rinde, R Würzelchen. 5 Teil des aus Tracheiden bestehenden Stengelgewebes. 6 Blattstielquerschnitt, das ω-förmige Blattbündel zeigend. 7 Querschnitt des Blattbündels vergrößert. Sämtlich nach Renault.

Die Blattstiele sind zylindrisch und enthalten eine Haplostele. Renault fügt noch hinzu, daß es wahrscheinlich heterospore Wasserpflanzen waren, eine Auffassung, welche sich als vermutlich unrichtig herausgestellt hat.

Renault unterscheidet nun vier verschiedene Genera nach der Form des Gefäßbündels auf dem Rhachisquerschnitt, wie folgt:

a) Gefäßbündel der Rhachis auf dem Querschnitt sanduhrförmig . . . . *Clepsydropsis*
b) Gefäßbündel der Rhachis auf dem Querschnitt joch- oder H-förmig . . . . *Zygopteris*
c) Gefäßbündel der Rhachis auf dem Querschnitt ω-förmig . . . . *Botryopteris*
d) Gefäßbündel der Rhachis auf dem Querschnitt strichförmig . . . . *Grammatopteris*

Von den meisten dieser Genera kennen wir wenig mehr als die Struktur einzelner Teile, oft nur die der Blattstiele; etwas vollständiger bekannt sind nur *Botryopteris* und *Zygopteris*, so daß wir unsere Besprechungen mit diesen anfangen wollen.

Das Genus *Botryopteris* ist sowohl aus Frankreich wie aus England bekannt. Der anatomische Bau des Stammes, wahrscheinlich eines Rhizoms, ist sehr einfach. Die Stele ist eine reine Haplostele (Fig. 389, 4), also aus einem soliden zentralen Xylemstrang bestehend, der von einem Hohlzylinder aus Phloem umgeben ist. Das Rhizom trug bei der englischen *B. hirsuta* spiralig inserierte, ziemlich dicht gedrängte Blätter, deren Stiele ebenso dick waren, wie der Stengel, d. h. 2—3 mm im Querschnitt. Bei der französischen *B. forensis* ist der Stengel aber dicker, nämlich etwa 7 mm.

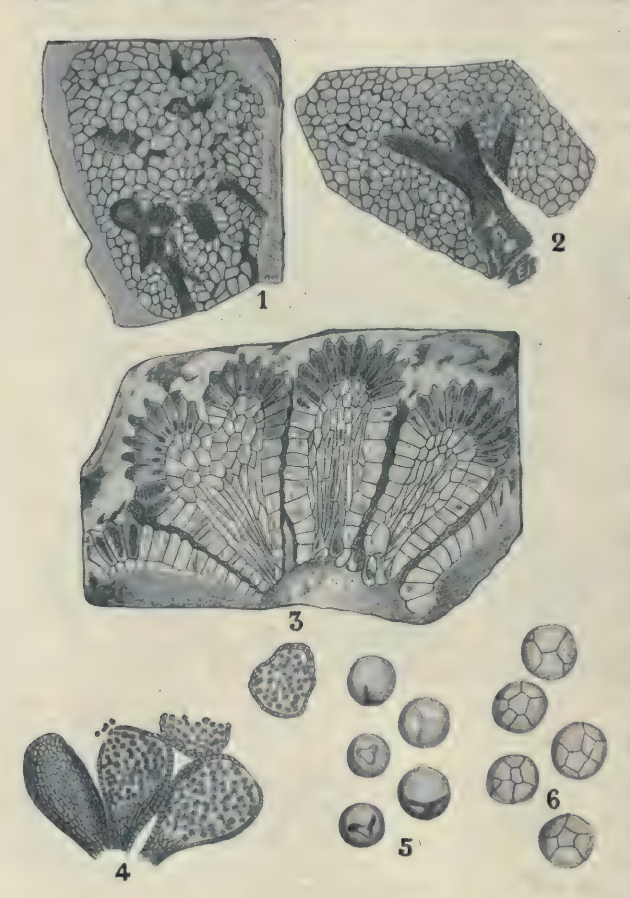


Fig. 390. Botryopteris forensis. 1 Querschnitt durch eine Gruppe von Sporangien, welche noch um ihre Tragäste gruppiert sind. 2 Teil einer solchen Gruppe, vergrößert. 3 Hülle, welche die Sori umgibt. 4 Sporangien, zum Teil längs, zum Teil quer durchschnitten. 5, 6 Sporen; die ersteren von RENAULT als Makrosporen, letztere als Mikrosporenmutterzellen betrachtet. Sämtlich nach RENAULT.

Bei allen Arten waren die Stengel und wenigstens zum Teil auch die Blätter mit vielzelligen Haaren bedeckt, welche bei *B. forensis* (Fig. 389, 3) aus sehr eigentümlichen Zellen bestehen, wodurch das Haar einer *Equisetum*-Stengelspitze recht ähnlich ist. Bei der französischen *B. forensis* hat das Gefäßbündel des Blattstieles auf dem Querschnitt etwa die Form eines ω (Figur 389, 7). Der Stengel trug eine große Anzahl diarcher Wurzeln.

Die Blätter waren vermutlich dimorph, mit breiteren Lappen unten an der Rhachis und schmäleren und längeren weiter nach oben (Fig. 389, 2, 1). Da die unten an der Rhachis inserierten Blätter nur an einer Seite Stomata aufweisen, hält RENAULT diese Seite für die Oberseite und meint, daß diese Blätter auf dem Wasser schwammen, während die übrigen Luftblätter gewesen sein sollen; daß dies reine Hypothese ist, ist ohne weiteres klar.

Die Sporangien wurden in dichten Gruppen auf fein zerschlitzten Blattzipfeln gebildet, vermutlich etwa in ähnlicher Weise wie jetzt bei *Osmunda* (Fig. 390, 1, 2). Die Sporangien selber waren birnförmig und kurzgestielt, sie standen innerhalb der großen Gruppe in kleinen Häufchen oder Soris.

In einem Falle fand RENAULT, daß ein solcher Sorus von einer eigentümlichen Hülle (Fig. 390, 3) umgeben war, welche seiner Meinung nach aus steril gewordenen, metamorphosierten Sporangien gebildet wurde.

Werfen wir nun noch einen Blick auf

Zygopteris.

Der Stengel dieser Pflanze war 10—15 mm dick und wurde ziemlich lang. Auch hier waren die Blätter spiralig inseriert und die Blattstiele nur wenig dünner als der Stengel.



Fig. 391. Zygopteris. 1 Stück eines Wedels mit Fruktifikation. 2, 3 Wedelchen. 4 Stück eines Wedels, die unteren Teile der Pinnae zeigend. 5 Junger Wedel. 6—11 Sporangien. Sämtlich nach GRAND'EURY.

Bei dieser, sowie bei allen anderen *Botryopterideen,* war der Stengel monostel. Diese bei den rezenten Farnen seltene Eigentümlichkeit ist also offenbar als primitiv anzusehen: die nähere Anatomie werden wir später betrachten.

In der Achsel eines Blattes steht oft ein Seitenzweig (Fig. 392, 1), so wie dies jetzt noch bei den *Hymenophyllaceen* der Fall ist.

Der Stengel trug zahlreiche Adventivwurzeln (Fig. 392, 1). Die englischen Stämme haben keine sonstigen Anhängsel, bei den kontinentalen aber beschreiben STENZEL und RENAULT überdies noch Stengelschuppen. Der Querschnitt der Blattbündel ist H-förmig.

Die Sporangien sind in bisweilen ziemlich großen Gruppen zusammen gefunden worden.

Im Sporangiumstiel befindet sich ein Gefäßbündel, was bei rezenten Farnen sehr selten ist, sich aber doch vereinzelt, z. B. bei *Helminthostachys* und *Botrychium,* auch findet. Die Blätter (Fig. 391, 1, 4, 5) sind von GRAND'EURY als *Schizopteris* beschrieben worden. *Schizopteris pinnata* heißt ein großer bipinnater Frons mit fleischiger Rhachis, dessen Fiedern letzter Ordnung klein, flabellumartig und zerschlitzt sind.

Auch beschreibt GRAND'EURY fertile Blätter (Fig. 391, 1) unter dem Namen *Schizostachys,* welche den sterilen sehr ähnlich sehen, aber an Stelle der zerschlitzten Fiedern Gruppen von Sporangien tragen.



Fig. 392. Zygopteris. 1 Z. Grayi nach BOODLE. Querschnitt eines Stengels, mit Axillarzweig und Teil eines Petiolus. Ax Axillarzweig, P Petiolus, B Blattbündel, R Wurzel. 6 Querschnitt der Stele, das Holz und Reste des Phloems zeigend, nach SCOTT. 7 Z. bibractensis, Querschnitt des Petiolus, nach BOODLE. 2—5 Sporangien von Zygopteris-Species, nach RENAULT.

Außer den von RENAULT aufgestellten Gattungen, von denen wir die etwas besser bekannten soeben besprochen haben, gibt es noch eine ziemlich vollständig bekannte, hierhergehörige Gattung, die von ZEILLER beschriebene

Corynepteris

(vergl. ZEILLER, Flore foss. du Bassin houiller de Valenciennes, 1888, p. 41 und 117). *Corynepteris* ist nur in Abdrücken bekannt.

Die sterilen, unter dem Namen *Alliopteris* beschriebenen Blätter hatten zum Teil pecopteroiden, zum Teil sphenopteroiden Habitus (Fig. 393, 1, 2).

Die Sporangien waren auf gewöhnlichen Blättern inseriert und standen in kreisförmigen Soris (Fig. 393, 3), welche an die gewisser *Marattiaceen* erinnern, wiesen aber, wie die von *Zygopteris,* einen multiseriaten Annulus auf.

Bevor wir nun zu einer näheren Betrachtung der *Botryopterideen* schreiten, müssen wir uns fragen, ob sie

homospor oder heterospor

waren. Ihr Entdecker RENAULT meinte, daß sie heterospor waren, denn wenn er auch nur Sporen gleicher Größe fand, so ließen sich doch zwei Typen dabei unterscheiden. Von diesen Typen zeigte nur einer das bekannte dreiarmige Kreuz der Tetradenteilung, während dem anderen dieses Kreuz völlig abging, die Spore bei diesem aber vielzellig zu sein schien (Fig. 390, 5, 6). Deswegen meinte er, in letzterem Typus nicht Sporen, sondern Mutterzellen von Mikrosporen erblicken zu müssen. Vermutlich

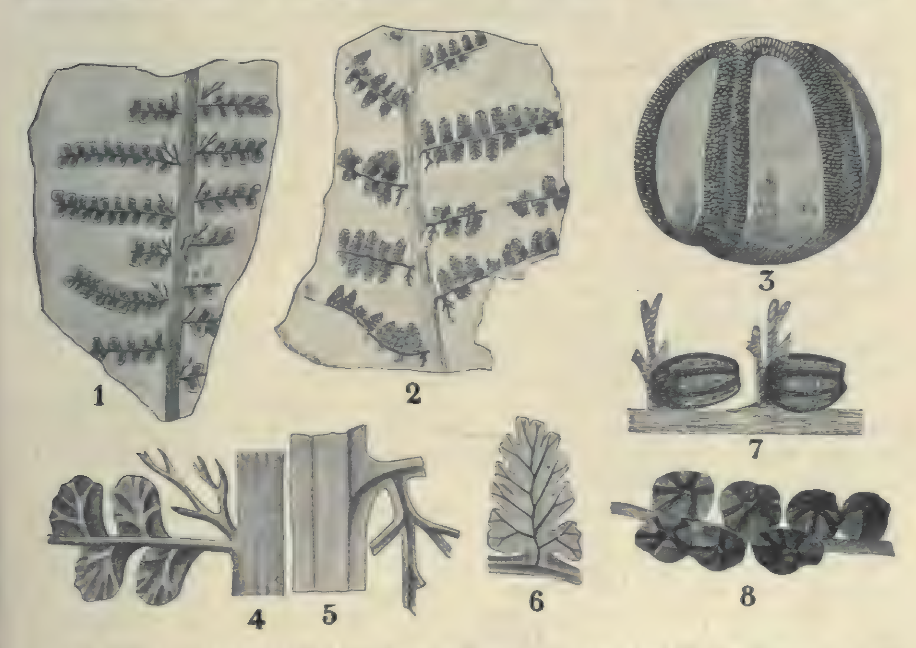


Fig. 393. Corynepteris, nach POTONIÉ und ZEILLER. 1 Teil eines Wedels. 2 Dasselbe. 3 Sporangiensorus. 4—6 Normale und abnormale Wedelchen. 7, 8 Sporangiensori.

aber ist diese Vielzelligkeit nur scheinbar, und sie wird durch eine Schrumpfung der Membran vorgetäuscht, denn SCOTT erbrachte den

strikten Beweis der Homosporie

an einem anderen *Botryopterideen*-Genus, an *Stauropteris* (Fig. 396, 1). Es gelang ihm nämlich, die Keimung der Sporen in einem Sporangium nachzuweisen, das gerade auf diesem Stadium fossilisiert wurde. Aehnliche Keimung, nämlich innerhalb des Sporangiums, kommt unter abnormen Bedingungen auch wohl noch bei rezenten Farnen vor. Die keimenden Sporen der *Stauropteris* zeigten verschiedene Entwickelungsstadien. Bei einigen war ein langes Rhizoid vorhanden, andere hatten die ersten Zellen des Prothalliums gebildet, wieder andere zeigten sowohl Prothalliumgewebe wie Rhizoid, und alle Stadien waren solche, wie sie noch jetzt bei der Keimung von homosporen Farnen vorkommen.

Wir haben damit angefangen, auf den Umstand hinzuweisen, daß die *Botryopterideen,* wie SCOTT bemerkte, eine synthetische Gruppe bilden, d. h. daß sie einen Komplex von so verschiedenen Eigenschaften aufweisen, daß man annehmen kann, es habe diese Gruppe durch Absonderung und weitere Spezialisierung verschiedene Entwickelungsreihen bilden können.

Wir wollen also einmal sehen, inwieweit die *Botryopterideen* den Namen einer synthetischen Gruppe verdienen. Fangen wir dazu mit der

Anatomie

an, welche ich hier nach TANSLEY (New Phytologist, 1907) behandele.

TANSLEY sagt, daß die Struktur des Gefäßsystems der *Botryopterideen* sowohl zu den *Cycadofilices,* wie zu den *Osmundaceen* und zu den *Hymenophyllaceen* Beziehungen aufweist, und er betont auch die schon erwähnte axilläre Verzweigung gewisser *Zygopteris*-Arten und die Beziehung zwischen Zweig- und Blattstele bei diesen, welche sich genau so bei den *Hymenophyllaceen* findet.

Während unter den rezenten Farnen die *Schizaeaceen* sehr große Verschiedenheiten in ihrer Gefäßbündelstruktur aufweisen, so werden sie in dieser Hinsicht doch weit von den *Botryopterideen* übertroffen; eine so große Verschiedenheit, wie bei dieser Gruppe die Anatomie der Rhachis zeigt, finden wir bei keiner rezenten Gruppe.

Der einfachste Stelartypus, welcher sich hier vorfindet, besteht aus einem soliden Zylinder getüpfelter, leiterförmiger Tracheiden, ohne Parenchym, von einem Phloemhohlzylinder umgeben.

Diese Struktur treffen wir bei den Gattungen *Grammatopteris* (Fig. 394, II) und *Tubicaulis* (Fig. 394, III) an. Es ist dies wahrscheinlich die echte „Protostele", d. h. die primitivste Form eines Gefäßbündels im Stengel einer Gefäßpflanze.

Spiralige Protoxylemelemente sind bei diesen Gattungen nicht angetroffen worden, diese waren wahrscheinlich bei deren langsamem Längenwachstum nicht nötig. Gewisse Elemente sind enger als andere, aber es liegt kein Grund vor, diese als Protoxylem anzusehen. Bei vielen Arten ist das Vorkommen verlängerter, neben mehr oder weniger isodiametrischen Tüpfeln auf den Wänden der Tracheiden interessant.

Nach Miß STOPES deutet das Vorkommen runder Tüpfel, wie solche den *Cycadofilices,* gewissen *Ophioglossaceen* und den *Gymnospermen* eigen sind, darauf hin, daß die *Botryopterideen* auf einer höheren Entwickelungsstufe als die echten Farne stehen, welche bloß leiterförmig getüpfelte Tracheiden besitzen. TANSLEY betont aber mit Recht den Umstand, daß lange und kurze Tüpfel nebeneinander im Leitstrang des Lebermooses *Pallavicinia* vorkommen, und daß es also sehr wohl möglich ist, daß ein gemischter Typus sowohl dem leiterförmigen Tracheidentypus, wie dem mit runden Tüpfeln das Dasein gegeben hat.

In beiden Gattungen war der Stamm aufrecht und die Symmetrie eine radiäre, die Blattstellung war eine hochspiralige.

Die Blattbündel verlassen die Stele als einfache, bandförmige Stränge, welche bei *Grammatopteris* (Fig. 394, II) auch in der Rhachis so bleiben, bei *Tubicaulis* (Fig. 394, III) aber sich umbiegen und also auf dem Querschnitt C-förmig werden, mit der konkaven Seite nach außen gerichtet. Sie haben also genau die umgekehrte Orientierung wie die Blattbündel bei den modernen Farnen. Falls *Grammatopteris* vollkommen primitiv

wäre, würde man vermuten, daß auch im Petiolus die Stele zylinderförmig sein müßte; daß sie abgeflacht, d. h. tangential verbreitert ist, weist vermutlich darauf hin, daß das Blatt sich in jener Ebene verzweigte, eine Vermutung, welche sich aber, so lange wir die Blätter nicht kennen, nicht kontrollieren läßt.

Der Umstand, daß die Stammstele viel dicker ist als das Blattbündel, findet seine Erklärung darin, daß erstere eine viel größere Wassermenge nach den dichtstehenden Blättern transportieren muß.

Wir sehen also, daß der anatomische Bau von *Grammatopteris* so einfach ist, wie man es nur verlangen kann. Auch bei *Botryopteris* (Fig. 389, 4, 5) ist die Stammstele eine Haplostele, aber wir finden in

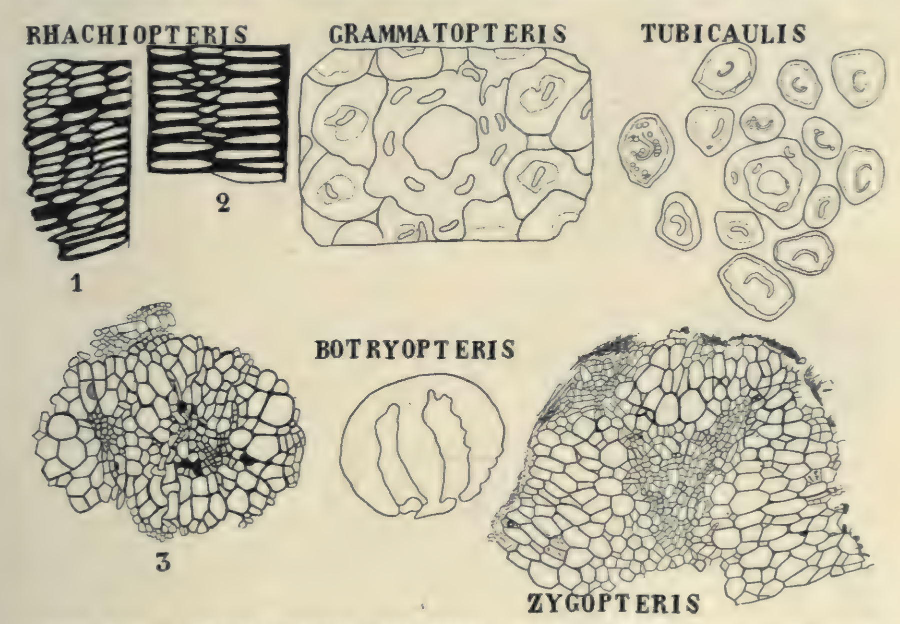


Fig. 394. I. Rhachiopteris cylindrica. 1, 2 Stücke von zwei Tracheiden. 3 Die Stele fängt an sich zu verzweigen, und links sieht man eine zweite Gruppe von kleinen Tracheiden. II. Grammatopteris Rigoletti. Tangentialschnitt durch einen Stamm, Stele, Blattspuren und die Basen von Petioli zeigend, mit C-förmigen Bündeln in den Petioli. III. Tubicaulis Solenites. IV. Botryopteris forensis. Form des Xylems eines Petiolarbündels. V. Zygopteris corrugata. Ein doppelter Lappen der Stele, die großen Metaxylemtracheiden zeigend, welche gebogene Stränge bilden, und das zentrale, dünnwandige Parenchym, mit hier und da dickeren Elementen (Tracheiden). Sämtlich nach Tansley.

ihrem Xylem ziemlich konstant einen Strang enger Elemente, welche, wenn auch ihre Wände, wenigstens soweit wir bis jetzt wissen, nicht spiralig verdickt sind, dennoch wohl als Protoxylem zu betrachten sind.

Die kleinsten Elemente des Blattbündels liegen an dessen adaxialer Seite und hängen wahrscheinlich mit denen im Zentrum der Stele zusammen.

Das Blattbündel ist demnach endarch, was ein primitiver Zustand zu sein scheint, trotzdem hypothetisch die primitivste Lagerung des Protoxylems sowohl in der Stammstele wie im Blattbündel eine zentrale sein würde. Denn bei einer einfachen dichotomen Verzweigung würde die Stammstele in zwei gleichwertige Teile gespalten werden. Bei *Botryo-*

pteris aber wird sozusagen ein bis zum Zentrum reichendes Segment aus der Stammstele herausgeschnitten zur Bildung des Blattbündels; infolgedessen ist dieses endarch.

Im Blattbündel, das auf dem Querschnitt ω-förmig ist, liegt an jeder der drei Spitzen eine Protoxylemgruppe; wie diese Struktur zustande kommt, ist noch nicht genau festgestellt.

Bei *Zygopteris* ist die Struktur der Stele eine viel kompliziertere; statt kreisförmig ist die Stammstele im Querschnitt gelappt, und die Enden dieser Lappen werden sukzessive als Blattbündel abgeschnitten.

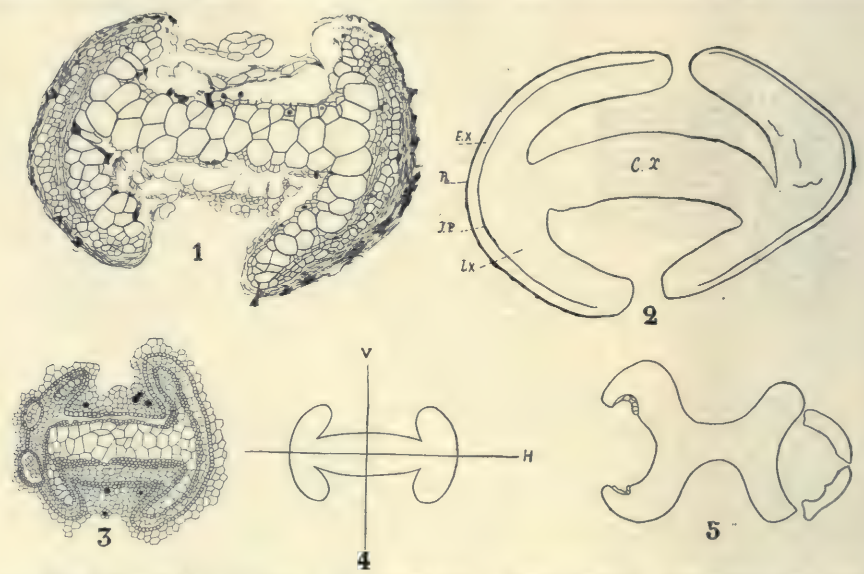


Fig. 395. Zygopteris. 1 Z. corrugata, Petiolarbündel. Die Seiten des eigentümlich H-förmigen Bündels haben einen äußeren Strang von kleinen Tracheiden, welche an den Enden mit den großen Tracheiden im Zusammenhang und von diesen durch einen inneren Strang von dünnwandigem Parenchym getrennt sind. Das geschrumpfte Gewebe außerhalb dieser äußeren Xylemstränge stammt wahrscheinlich von Phloem und Pericykel her. Oberhalb und unterhalb des zentralen Xylembandes sieht man große dünnwandige Elemente, wahrscheinlich Siebgefäße vom Metaphloem. Außerhalb dieser schmalen Elemente (Pericykel und vielleicht Protophloem) und am meisten nach außen sind einige der großen Zellen des Grundgewebes angedeutet. 2 Z. bibractensis. Diagramm des Petiolarbündels. Cx zentraler Xylemstrang, Lx laterale Xylemstränge, Ex äußeres Xylem der lateralen Stränge, von dem inneren getrennt durch Parenchym IP. Ph Geschrumpftes Phloem. 3 Z. Lacattii. Rhachisbündel, das Abgeben von Zweigbündeln zeigend. 4 Diagramm, die Symmetrieflächen bei Zygopteris und verwandten Arten zeigend, die vertikale Fläche V ist die Fläche, in welcher die Achse des Stengels liegt, und ist zugleich die normale Symmetriefläche für die Blätter aller Gefäßpflanzen, die Horizontalfläche H ist die Fläche, in welcher das normale Blatt sich ausbreitet; sie ist bei Zygopteris auch eine Symmetriefläche. Die Transversalflächen, von welchen die Ebene des Papiers eine ist, sind die Flächen, in denen theoretisch jedes sukzessive Zweigpaar liegt. 5 Diplolabis esnotensis von Autun, Rhachisstele, Blattbündel abgebend. Vermutlich gehört dieser Typus zu Zygopteris.

Das Zentrum der Stele besteht nicht mehr aus einem soliden Tracheidenstrang, sondern aus dünnwandigem Parenchym, mit engen Tracheiden gemischt, welche eine in die Arme der Stele ausstrahlende, zusammenhängende Masse bilden und von denen Teile in die Blattbündel eintreten.

Das Blattbündel zweigt sich als ein isodiametrischer Strang ab; dieser teilt sich tangential in der Rinde, und die innere Hälfte wird zur Stele des Axillarsprosses, die äußere zum Blattbündel.

Wir haben hier also wiederum meines Erachtens eine schöne Stütze für die Homologie von Stengel und Blatt.

Das Blattbündel hat zunächst die Form eines tangential gestreckten Bandes. wie bei *Grammatopteris,* verbreitert sich aber alsbald an den Enden und wird infolgedessen H-förmig. Oft biegen sich die Arme dieses H einwärts, wodurch das Bündel auf dem Querschnitt die Form eines Doppelankers erhält.

Das Xylem ist öfters verschmälert an den Stellen, wo die Seitenstücke am Mittelstücke befestigt sind, so daß es fast oder stellenweise sogar ganz in vier gesonderte Stränge zerlegt wird[1]).

Von diesen Strängen gehen die Bündel, welche die Zweigpaare an jeder Seite des Frons versorgen, aus.

So gibt es noch mehrere tetraxyle Typen. Allen ist gemeinsam, daß sie nicht nur in Hinsicht auf die normale vertikale Ebene, welche durch die Mitte von Petiolus und Stamm verläuft, Symmetrie zeigen, sondern auch in Hinsicht auf eine senkrecht zu dieser Ebene stehende Fläche, welche TANSLEY die Horizontalebene nennt (Fig. 395, 4). Das rührt daher, daß das Blatt dieser Typen Zweigpaare besitzt, in einer Ebene senkrecht zu der Horizontalebene. In gewissem Sinne zeigt also das Blatt radiale Symmetrie, eine Eigenschaft, welche kein Blatt eines rezenten Farnes besitzt, indem jetzt die Verzweigung des Blattes stets in nur einer Ebene stattfindet.

Wir würden nun die C-Form des Bündels in der Rhachis vieler Farne vom *Zygopteris*-Typus ableiten können unter der Annahme, daß diese entstanden sei infolge einer Reduktion in der Verzweigung des Blattes in der Vertikalebene. Die Folge davon würde sein, daß das *X*-förmige Bündel C-förmig würde, und zwar, je nachdem die unteren oder die oberen Verzweigungen des Blattes in der Vertikalebene wegfielen, mit der Oeffnung des C nach innen, wie bei den modernen Farnen, oder nach außen wie bei *Tubicaulis.*

Die Seitenstücke des Blattbündels von *Zygopteris* und die Flügel des C-förmigen Blattbündeltypus sind also aufzufassen als entstanden durch Spezialisierung in einem ursprünglich zylindrischen Blattbündel, die durch die Notwendigkeit hervorgerufen wurde, die Verzweigungen des Blattes mit Wasser zu versehen.

In Verbindung mit der Weise dieser Verzweigung ist die anatomische Struktur bei den *Botryopterideen* sehr verschieden, und wir dürfen die Gruppe in anatomischer Hinsicht gewiß eine synthetische nennen.

Sehen wir jetzt einmal, welche verschiedenen

Sporangientypen

wir bei den *Primofilices* antreffen. Es sind

I. Der *Zygopteris*-Typus (Fig. 396, 1), mit gestielten, zu kleinen Gruppen vereinigten Sporangien, mit vertikalem, multiserialem Annulus. Das heißt, der Annulus besteht nicht, wie bei den rezenten Farnen, bloß aus einer Reihe von Zellen, sondern bildet ein Band, das mehrere Zellreihen breit ist. Im Sporangienstiel ist ein Gefäßbündel vorhanden (vergl. unter rezenten Farnen *Helminthostachys* und *Botrychium*).

---

1) Vergl. z. B. Fig. 112, Pl. XVI in der während des Druckes erschienenen schönen Arbeit von PAUL BERTRAND, Etudes sur la fronde des Zygoptéridées. Lille (imprim. L. Danel) 1909. Text 8°, 286 pp. Atlas 4°, 16 Tafeln.

Ia. Der *Botryopteris*-Typus (Fig. 390, 4), Ring so wie bei *Zygopteris,* multiserial, aber nicht um das ganze Sporangium herum verlaufend, sondern bloß einseitig.

II. Der *Corynepteris*-Typus (Fig. 396, III), Sporangien in kreisförmigen Soris, etwa wie bei *Kaulfussia* unter den *Marattiaceen,* ein Synangium bildend, aber jedes Sporangium mit einem multiserialen Ringe des *Zygopteris*-Typus.

III. *Diplolabis*-Typus, Sporangien in Synangien, wie bei *Corynepteris,* aber ohne Annulus.

IV. *Pteridotheca*-Typus (Fig. 396, IV). Dem gewöhnlichen Farnsporangium sehr ähnlich, aber mit biserialem Ringe.

V. *Stauropteris*-Typus (Fig. 396, II), Ring fehlt, aber Stomum deutlich.

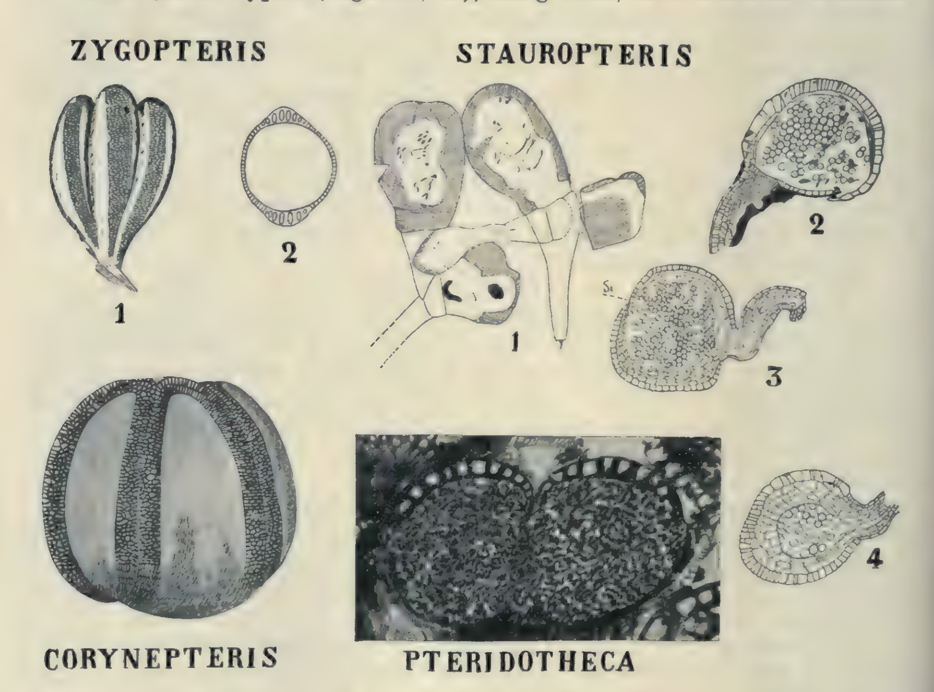


Fig. 396. I. Zygopteris pinnata. 1 Sporangiengruppe von der Fläche gesehen. 2 Sporangienquerschnitt, nach RENAULT. II. Stauropteris Oldhamia, nach SCOTT. 1 Vier keimende Sporen aus dem Innern eines Sporangiums. 2—4 Sporangien. St Stomen. III. Corynepteris coralloides, Sorus, nach ZEILLER. IV. Pteridotheca Williamsoni, zwei Sporangien, die Annuli zeigend, nach BOODLE.

Wir sehen also, das die *Primofilices* in der Tat eine Gruppe sind mit sehr verschiedenen Eigenschaften. Ob sie als eine Einheit aufgefaßt werden dürfen, ist aber eine andere Frage. Jedenfalls aber tritt die Gruppe in ihrer jetzigen Fassung sehr früh in der Kohle auf. Sie besitzt fast alle Eigenschaften der rezenten Farne und kann als Ahnenform der jetzigen Gruppen betrachtet werden.

So erinnert die anatomische Struktur der Stammstele von *Zygopteris* mit ihren dünnen zentralen Xylemelementen an die Stelestruktur der *Hymenophyllaceen.* Auch ist beiden Gruppen das Vorkommen axillärer Sprosse gemeinsam.

Die Struktur des Blattbündels von *Zygopteris* ist eine solche, daß sowohl die ◡- als die ⌒-Form, die beide bei den reinen Farnen so häufig sind, davon abgeleitet werden kann.

Aufrechte und kriechende Stämme, die Haupttypen der rezenten Farne, finden sich schon bei den *Primofilices*.

Das Gefäßbündel im Sporangiumstiel von *Zygopteris* erinnert an das Verhalten gewisser *Ophioglossaceen*. Die Synangien von *Corynepteris* und *Diplolabis* machen die Ableitung der *Marattiales* von den *Primofilices* zu einer leichten Aufgabe.

Der *Osmundaceen*-Annulus, welcher bloß eine einseitige Gruppe verdickter Zellen darstellt, kann durch Reduktion leicht aus dem *Botryopteris*-Annulus entstanden sein, welcher letztere wiederum als ein reduzierter *Zygopteris*-Annulus betrachtet werden kann, und schließlich führt ein einziger Schritt vom biserialen *Pteridotheca*-Annulus zum einreihigen Annulus der *Leptosporangiaten*.

Wir können also von den *Primofilices* die rezenten Farngruppen leicht ableiten. Fangen wir mit den *Osmundaceen* an.

Sechsunddreissigste Vorlesung.

Die Polyciliaten.

III. Die Filicales.

b) Die Osmundaceen.

Die *Osmundaceen* halten in gewissem Sinne die Mitte zwischen den *Leptosporangiaten* und den *Eusporangiaten,* so daß wir zunächst diese Familie besprechen wollen.

Alle *Osmundaceen* besitzen aufrecht wachsende, kurze Stämme, welche öfter fast ganz im Boden verborgen sind, bisweilen aber eine sehr große Dicke erreichen können. So sind aus dem Kaukasus Stämme unserer gewöhnlichen *Osmunda regalis* bekannt von über 1 m Durchmesser, und ich erinnere mich, wie im Jahre 1888 ein *Todea*-Stamm im botanischen Garten von Antibes als Geschenk von Baron v. Müller aus Australien anlangte, der mehrere Zentner wog.

Todea Wilkesiana aus Neu-Guinea hat einen Stamm, der öfters einige Meter hoch wird, meistens aber sind die Stämme niedrig und vielfach ragt, wie bei unserer *O. regalis,* nur die Spitze über dem Boden hervor. Die Blätter sind spiralig gestellt, der Stamm ist bisweilen gegabelt und stets mittels zahlreicher Wurzeln, welche regelmäßig zu zweien aus den Blattbasen entspringen, im Boden befestigt. Die Blätter sind in jugendlichem Zustande bischofstabähnlich eingerollt und vielfach, z. B. sehr schön bei unserer *O. regalis*, mit schleimabsondernden Haaren dicht besetzt, diese fallen später ab, so daß das Blatt schließlich kahl ist.

Unsere *O. regalis* überwintert ihre Blätter im Stadium der Sporenmutterzellen, und jede Fieder ist sorgfältigst wie in Watte verpackt.

Die jetzigen *Osmundaceen* umfassen nur etwa 10 Arten, deren Verbreitung sehr eigentümlich ist, sie fehlen nämlich fast überall in den tropischen Ebenen, kommen aber innerhalb der Tropen auf den Bergen vor. Sehr schön ist z. B. auf Java *Osmunda javanica* an hellen Stellen im Urwalde auf etwa 6000 Fuß.

Im Westen Nordamerikas fehlt die Familie fast ganz und überall hat sie, offenbar durch die Eiszeit, sehr gelitten, so daß sie erst nach und nach wieder in das früher vom Eis bedeckte Gebiet vordringt.

Die Familie läßt sich leicht in 2 Gattungen, in *Osmunda* und *Todea*, einteilen.

Bei ersterem Genus sind die fertilen Blätter, resp. die fertilen Fiedern von den sterilen verschieden, indem die fertilen fein zerschlitzt

sind, fast kein Blattparenchym mehr aufweisen und allseitig Sporangien tragen (Fig. 397, 8), bei *Todea* zeigen die fertilen Blätter dasselbe Vorkommen wie die sterilen und tragen ihre Sporangien an der Unterseite.

Die verschiedenen *Todea*-Arten sind ziemlich verschieden, einige haben gewöhnliche, ziemlich dicke Blätter von 8—12 Zellschichten, andere hingegen, welche in sehr feuchten düsteren Urwäldern leben, haben sehr dünne, an die der *Hymenophyllaceen* erinnernde Blätter, welche bloß 2—3 Zellschichten dick sind und öfters, z. B. bei *T. superba*, schönen Metallglanz zeigen. Von einigen Forschern werden diese dünnblätterigen Arten zu einem eigenen Genus, zu *Leptopteris*, vereinigt.



Fig. 397. 1 Osmunda Presliana H. Sm., Blatt. 2 O. regalis L., Blatt, beide nach Diels. 3 Normale sterile Fieder von O. regalis, nach Milde. 4 Teil einer fertilen Fieder nach Entfernung der Sporangien, nach Milde. 5 Sterile Fieder mit Lappenbildung, nach Milde. 6 Junge Pflanze von O. regalis, nach Diels. 7 Querschnitt durch ein fertiles Segment, beiderseits Sporangien tragend, nach Göbel. 8 Völlig fertile Fieder. 9 Teilweise fertile Fieder, beide nach Milde.

In mancher Hinsicht nehmen die *Osmundaceae* eine vermittelnde Stelle zwischen *Eusporangiaten* und *Leptosporangiaten* ein, indem

1) die Form der primären Archesporzelle schwankt zwischen der viereckigen der *Eusporangiaten* und der dreieckigen der *Leptosporangiaten*;
2) das Sporangium, genau ausgedrückt, nicht aus einer einzigen Zelle hervorgeht, da auch Zellen, welche neben der eigentlichen Initialzelle liegen, am Aufbau desselben, zumal an dem des dicken Stieles teilnehmen;
3) die Teilungen im Archespor meistens mehr nach dem Typus der *Eusporangiaten* als nach dem der *Leptosporangiaten* verlaufen;
4) bisweilen die unterhalb des Archespors gelegenen Zellen zur Bildung des Tapetums beitragen, wie das für die *Eusporangiaten* charakteristisch ist;

5) bisweilen Synangien vorkommen;
6) die Scheitelzelle des *Osmunda*- und *Todea*-Blattes dreiseitig ist wie bei den *Marattiaceen* und nicht zweiseitig wie bei den *Leptosporangiaten*;
7) die Wurzel nur selten wie bei den *Leptosporangiaten* eine Scheitelzelle, sondern meistens, wie bei den *Marattiaceen*, mehrere Initialen aufweist;
8) das Prothallium, wie das der *Marattiaceen*, langlebig ist, einen an das *Metzgeria*-Blatt erinnernden Mittelnerven hat und Adventivknospen wie das der *Marattiaceen* bildet;
9) der Embryo zwar in seiner ersten Teilung typisch leptosporangiat ist, so daß die erste Wand in der Längsachse des Archespors liegt, in seinen weiteren Teilungen aber unregelmäßiger ist und sich dadurch dem *Marattiaceen*-Typus nähert.

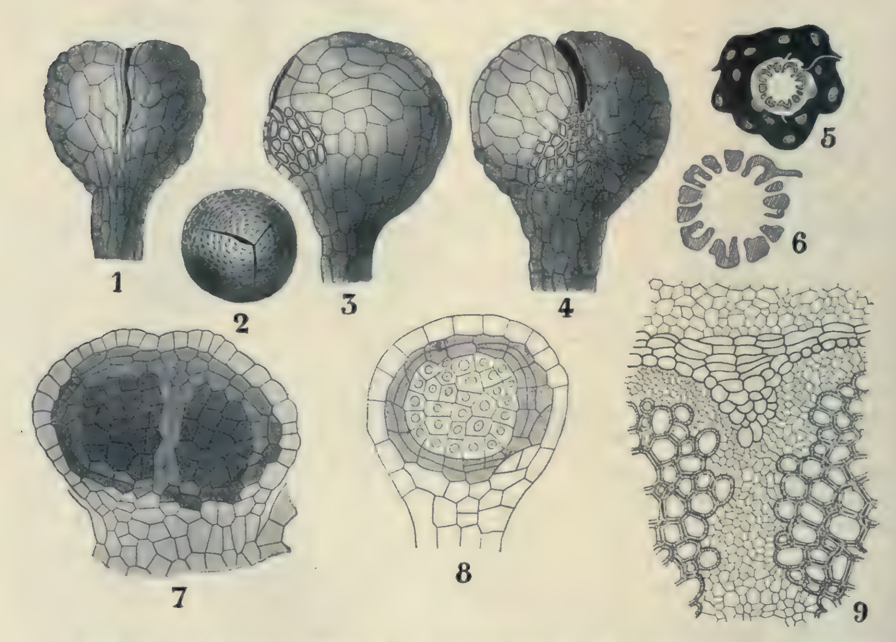


Fig. 398. Osmunda regalis. 1 Ventralansicht. 3 Seitenansicht. 4 Dorsalansicht des Sporangiums, nach LUERSSEN. 2 Spore, nach MILDE. 5 Querschnitt durch einen kräftigen Stamm. 6 Querschnitt durch den Holzteil desselben, beide nach DE BARY. 7, 8 Entwickelung der Sporangien, nach BOWER und GÖBEL. 9 Querschnitt durch den vor einem Markstrahl gelegenen Teil einer Stele, nach ZENETTI.

Alle diese Umstände bewirken also, daß die *Osmundaceen* den gemeinsamen Ahnen von *Leptosporangiaten* und *Eusporangiaten* näher stehen als einer der beiden letzteren Gruppen, und also vermutlich auch näher den *Primofilices*.

Das geht denn in der Tat auch schon aus einer Betrachtung der Struktur des Sporangiums hervor.

Wir sahen, daß der Annulus bei *Botryopteris* multiserial ist. Bei den *Osmundaceen* ist nun der Annulus zu einer Zellgruppe in der Nähe des Scheitels des Sporangiums reduziert (Fig. 398, 4), diese Gruppe ist nicht eine Zelle, sondern mehrere Zellen breit und ist also am besten als Rest des multiserialen Annulus von *Botryopteris* anzusehen.

Wir dürfen also erwarten, daß die *Osmundaceen*, welche noch in mancher Hinsicht den Charakter einer synthetischen Gruppe zeigen, alte Formen sein werden, und es stellt sich nun in der Tat heraus, daß schon im Kulm, also in einer der ältesten Schichten, aus welcher überhaupt Pflanzenreste bekannt geworden sind, *Osmundaceen*-Reste auftreten. Es sind dies unter dem Namen *Todeopsis* bekannte Sporangien und *Osmundites* genannte, sehr schön verkieselte Stämme (vergl. KIDSTON und GWYNNE-VAUGHAN, On the fossil Osmundaceae, Pt. I, Transactions Royal Soc. of Edinburgh, Vol. XLV, Pt. III, 1907, No. 27).

Diese fossilen Reste sind so verschieden, daß man schon die Genera *Osmunda* und *Todea* bei ihnen unterscheiden kann, und ihr

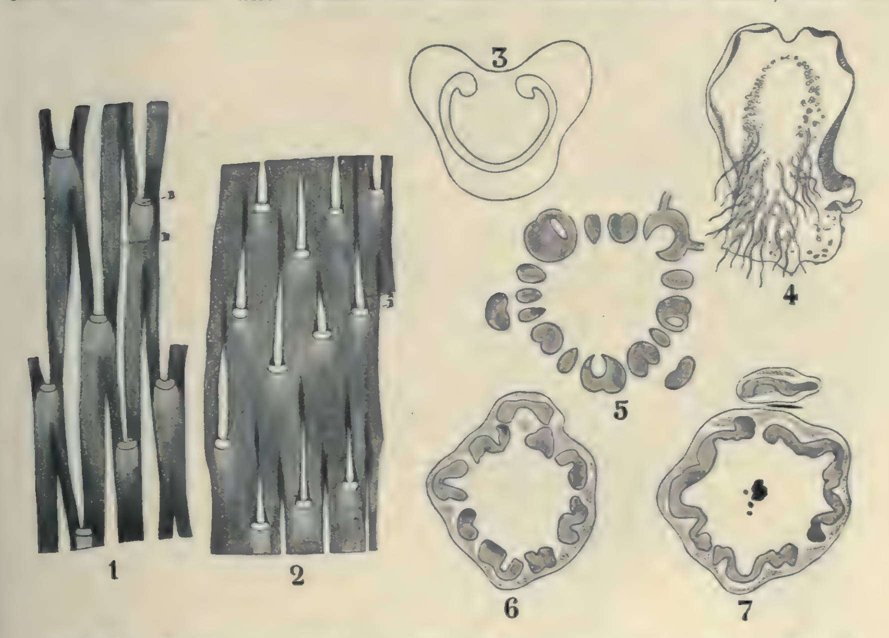


Fig. 399. Osmunda regalis. 1 Teil des Xylemringes, von außen gesehen. B Das abgeschnittene Ende eines nach außen gehenden Blattbündels; Bl Blattlücke, nach LACHMANN. 2 Todea barbara. Teil des Xylemringes, von außen gesehen. Buchstaben wie in Fig. 1, nach SEWARD und FORD. 3 Querschnitt durch den Blattstiel von O. regalis, schematisch, nach MILDE. 4 Erwachsenes Prothallium mit Archegonien, nach DIELS. 5 Querschnitt durch die Xylemteile, nach ZENETTI. 6, 7 Querschnitte durch die Stele von Todea barbara, mit Blattbündeln, nach SEWARD und FORD, die größere Kontinuität des Xylems zeigend.

Studium führte zu der Schlußfolgerung, daß die *Osmundaceen* direkt von den *Botryopterideen* abgeleitet werden können, ja KIDSTON und GWYNNE-VAUGHAN sagen sogar:

„As far as can be gathered from RENAULTS meagre description of the fossil, it appears to us that *Grammatopteris Rigoletti* B. REN. [eine *Botryopterideae,* wie wir sahen], possesses a type of structure, that may be regarded as primitively *Osmundaceous.*"

Betrachten wir nun zunächst die

anatomische Struktur des Stammes.

Bei den meisten Arten finden wir auf dem Querschnitt eine Anzahl gesonderter, zum Teil U-förmiger Xylemgruppen (Fig. 398, 5, 6), von

einem Phloemring umgeben, der keilförmige Vorsprünge zwischen die Xylemstränge hineinsendet.

Bei *Osmunda cinnamomea* nun wird in der Nähe der Gabelungen des Stammes auch an der Innenseite des Xylems hier und da Phloem angetroffen, und dies veranlaßte Faull und Jeffrey zu der Meinung, es sei eine durchbrochene, amphiphloische Siphonostele ursprünglich bei den *Osmundaceen* vorhanden gewesen; diese sei aber durch Reduktion schließlich ektophloisch geworden. Dafür spricht nach ihnen auch der Umstand, daß *O. cinnamomea* und *Todea hymenophylloides* eine interne Endodermis besitzen. Formen, bei welchen die Durchlöcherung der Siphonostele ganz oder fast ganz fehlt, würden dann durch Reduktion des nach innen vordringenden Parenchyms entstanden, die Dictyostelie also sekundär zu Siphonostelie geworden sein.

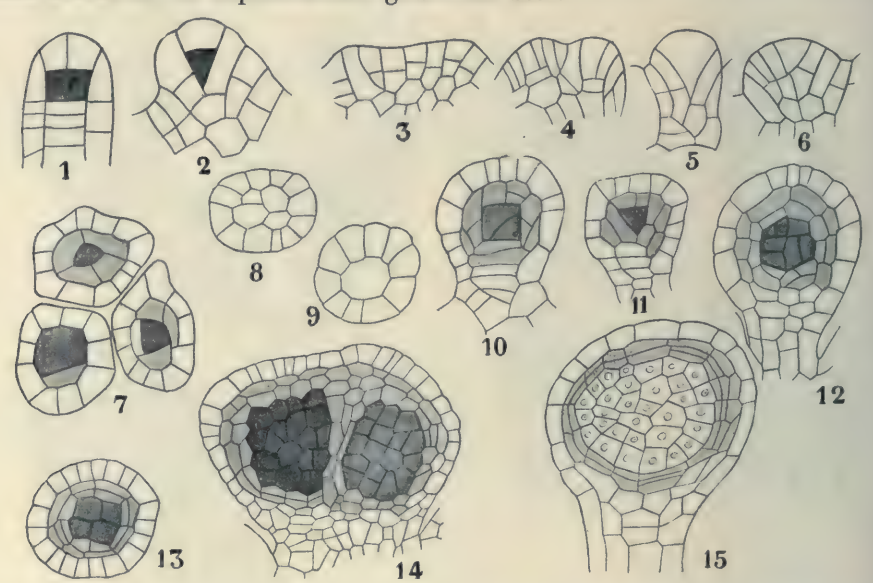


Fig. 400. Entwickelung der Sporangien von Todea und Osmunda, nach Bower. 1, 2 Junges Sporangium von Todea barbara im Längsschnitt, verschiedene Segmentierungsweisen zeigend. 3—13 Entwickelung der Sporangien von Todea barbara. 14, 15 Entwickelung der Sporangien von Osmunda regalis.

Falls dies richtig wäre, falls also die Struktur der rezenten *Osmundaceen* eine reduzierte wäre, würde man erwarten, daß die ältesten Formen die komplizierteste Struktur aufweisen müßten, aber es zeigt sich im Gegenteil, daß gerade das Umgekehrte der Fall ist. Wir kennen jetzt 5 Typen, wenn wir mit Kidston und Gwynne-Vaughan *Grammatopteris* als *Osmundacee* betrachten, nämlich:

I. Formen mit zentralem, solidem Xylemstrang: *Grammatopteris* aus dem Perm.

II. Formen mit ebenfalls einer Haplostele, welche aber in einen zentralen und peripheren Xylemteil differenziert ist: *Chelepteris Zaleskii* K. et Gw.-V. aus dem Perm.

III. Formen mit einer rein ektophloischen Siphonostele, d. h. also mit geschlossenem Xylemring und parenchymatischem Mark: *Chelepteris gracilis* Eichw.

IV. Formen mit einem Typus wie III, aber mit durchbrochenem Xylemring, nämlich bei der jurassischen *Osmundites Gibbeana* K. et Gw.-V. (Blattlücken sehr eng), bei der tertiären *Osmundites Chemnitzensis* UNGER und bei den meisten m o d e r n e n *Osmundaceen.*

V. Formen mit durchbrochenem Xylemring, internem Phloem und (oder) interner Endodermis: *Osmunda cinnamomea* und *Todea hymenophylloides.*

Es ist also wahrscheinlich, daß JEFFREY und FAULL die Serie in umgekehrter Reihenfolge gelesen haben und daß KIDSTON und GWYNNE-VAUGHAN mit Recht darin eine von einer Haplostele ausgehende, progressive Entwickelungsreihe erblicken.

Ihrer Meinung nach ist das interne Phloem von *O. cinnamomea* nicht durch die Blattlücken ins Innere getreten, sondern durch die Zweiglücken, und es spricht für diese Auffassung gewiß der Umstand, daß es nur in der Nähe der Gabelungen vorkommt.

Auch der Umstand, daß in jungen Stämmchen nie Reste eines inneren Phloems beobachtet worden sind und daß die Blattbündel keine Spur einer Reduktion zeigen, spricht gegen die JEFFREY-FAULLsche Reduktionstheorie.

Was die Abzweigung der Blattbündel betrifft, so nehmen diese kein ganzes Segment aus der Stele mit sich, sondern nur das äußere Stück der Stele; sie verhalten sich also wie Bündel, welche sich von einer Haplostele abzweigen, und in der Tat besitzen junge Stämmchen von *Todea hymenophylloides* noch eine Haplostele. Alle diese Umstände führen also zu der Auffassung, daß die *Osmundaceen* von *Botryopterideen*-artigen Ahnen abzuleiten sind und eigentlich weder lepto- noch eusporangiat sind, wie auch die Entwickelung ihrer Sporangien zeigt.

Betrachten wir nun zunächst die Gruppe der *Leptosporangiaten.*

Siebenunddreissigste Vorlesung.

Die Polyciliaten.

III. Die Filicales.

c) Die Leptosporangiaten. I.

Wir wollen unsere Besprechungen der *Leptosporangiaten* mit der Familie der

Gleicheniaceae

anfangen. Ihr uniseriater Annulus kennzeichnet sie als typische *Leptosporangiaten*, aber die Stellung ihrer Sporangien sowie deren etwas massiver Bau zeigt, daß sie noch als ein nicht ganz spezialisierter Zweig des den *Lepto-* und *Eusporangiaten* gemeinsamen Ahnenstammes betrachtet werden dürfen, daß also die *Gleicheniaceen* schon früh vom gemeinsamen Stamm abgezweigt sind.

Das ist in vollem Einklang mit ihrem hohen Alter, denn wenn auch die äußere Uebereinstimmung ihrer Sporangien mit denen der *Marattiaceen* die Bestimmung des Zeitpunktes ihres ersten Auftretens bedeutend erschwert — liegt doch der einzige Unterschied zwischen beiden in dem Vorhandensein oder Fehlen eines Annulus —, so meint doch ZEILLER sagen zu können, daß sie bereits im Karbon vorkommen, was SOLMS-LAUBACH allerdings als unbewiesen betrachtet. Sicher aber waren sie im Lias schon sehr entwickelt, und damals war sogar schon die Gattung *Gleichenia* aufgetreten.

Wir dürfen also sicher in den *Gleicheniaceen* einen alten Typus erblicken, welcher bis zur Jetztzeit die Umänderungen unserer Erde überlebt hat und allerdings stark zurückgedrängt ist, denn während die Familie früher z. B. auch in Europa vorkam, fehlt sie dort jetzt gänzlich und dringt auf der nördlichen Hemisphäre bloß in Ostasien bis zu den Subtropen vor. Hingegen kommt die Familie in allen tropischen Ländern vor. Daß sie auch jetzt noch wohl in kalten Gegenden leben kann, geht daraus hervor, daß sie auf der südlichen Halbkugel auf den drei Kontinenten bis an deren südlichste Spitzen vordringt und so an der Magelhaensstraße eine Breite von 54° erreicht, dort also dem Pole näher ist als Amsterdam. Ihr ganzes Verhalten in dieser Hinsicht verrät eine früher ubiquitäre Familie, welche durch die Konkurrenz zurückgedrängt worden ist, und da die nördliche Halbkugel bekanntlich auf einer höheren Evo-

lutionsstufe steht als die südliche, so ist sie auf letzterer noch weniger eingeschränkt als auf ersterer.

Untenstehende Figuren mögen nun zunächst einen Einblick in die beiden, vielfach als Subgenera unterschiedenen Haupttypen geben, welche bei *Gleichenia* vorkommen.

Ueber die Frage, ob neben *Gleichenia* noch andere Genera unter den *Gleicheniaceen* unterschieden werden müssen, sind die Meinungen geteilt. Mir scheint die Einteilung von Diels in Engler und Prantl praktisch. Er unterscheidet:

A. Rhizom aufrecht, Blätter büschelig gestellt, fiederspaltig . . . . *Stromatopteris*
B. Rhizom kriechend, Blätter meistens zerstreut und dichotomartig verzweigt . . . . *Gleichenia*



Fig. 401. I. (links) Gleichenia circinata. II. (rechts) Gleichenia flabellata. Originale, nach Exemplaren aus dem Leidener Reichsherbarium.

Ersteres Genus enthält nur eine Art: *Stromatopteris moniliformis* aus Neu-Caledonien.

Aus eigener Anschauung kenne ich nur das Genus *Gleichenia,* dessen Arten in den Tropen, z. B. auf Java, öfters fast undurchdringliche Dickichte an Wegrändern im Gebirge bilden und, etwa wie unsere *Pteris aquilina* in niedergeschlagenem Walde oder auch wohl wie *Pteris* in England dies tut, auf unbeschatteten Bergen sich breit machen. Viele Arten sind denn auch ausgesprochen xerophil und infolge des Vorhandenseins einer dicken Wachsschicht von bläulichgrüner Farbe.

Als die primitivste jetzt lebende Art mag gewiß

Gleichenia flabellata

aus Australien (Fig. 401, II) angesehen werden. Sie ist eine Bewohnerin der australischen Wälder und hat breit-fächerförmige, $^1/_2$—1 m lange, dichotom verzweigte Blätter von häutiger Textur, welche an der Unterseite kaum bereift sind. Sie gehört dem Subgenus *Mertensia* an, welches sich durch seine verhältnismäßig langen Blattsegmente vom mehr xero-

phytischen Subgenus *Eugleichenia* mit mehr abgerundeten und kürzeren Blattsegmenten unterscheidet.

Beim Genus *Gleichenia* unterscheidet DIELS nach der Verzweigung folgende Sektionen:

A. *Diplopterygium* (Fig. 402, 4). Blätter nur einmal gegabelt, jeder der Zweige doppelt gefiedert.

B. *Holopterygium* (Fig. 402, 3). Blätter meistens wiederholt dichotom verzweigt. Rhachis oberhalb der ersten Gabelung ganz mit Fiedern bedeckt.

C. *Acropterygium* (Fig. 402, 1). Blätter wiederholt dichotom gegabelt, Rhachis nur an den Gabelzweigen letzter Ordnung mit Fiedern bedeckt.

D. *Heteropterygium* (Fig. 402, 2). Wie C, aber an der Gabelungsstelle ein Paar gegenüber gestellter, kürzerer, bisweilen reduzierter Blattsegmente tragend, z. B. die gewöhnlichste Art: *Gleichenia dichotoma*.

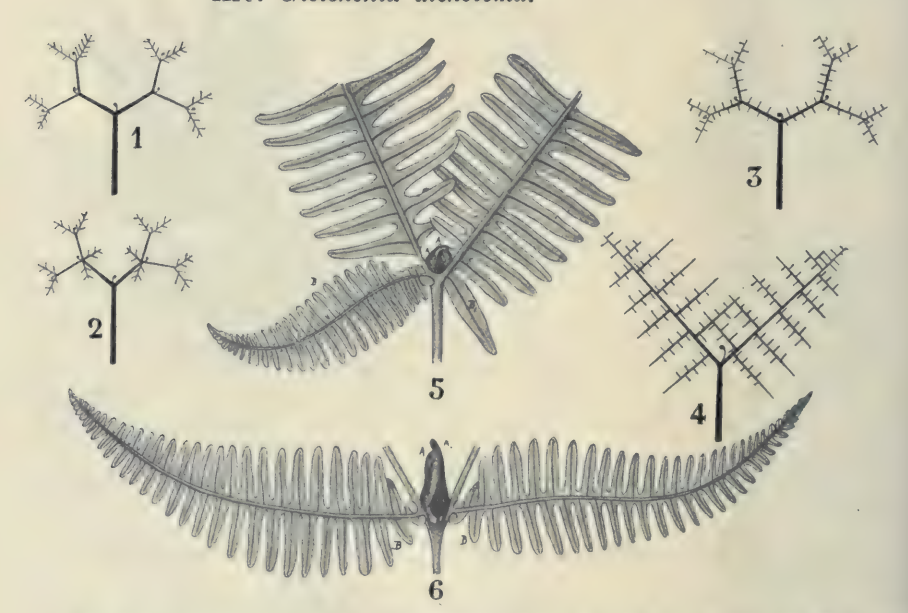


Fig. 402. Gleichenia SM., Untergattung Mertensia W. Schema der Blattverzweigung bei den 4 Sektionen. 4 Diplopterygium. 3 Holopterygium. 1 Acropterygium. 2 Heteropterygium, sämtlich nach DIELS. 5, 6 Gleichenia dichotoma, nach GÖBEL. Blatt-„Gabeln“, in denen eine „Knospe“ sitzt, welche durch die Schutzfiedern bedeckt ist. A und B, A_1 und B_1 sind einander annähernd gegenüberstehende, aber sehr ungleich stark ausgebildete Fiedern, die nach außen gekehrten Teile B, B_1 sind viel größer und reicher gegliedert.

Wir haben bis jetzt von einer dichotomen Verzweigung gesprochen; nach GÖBEL ist dies aber nicht richtig, sondern die Verzweigung aller *Gleichenien* ist eine monopodiale.

Die sogenannten „Adventivknospen“ in den Gabelungen nämlich (Fig. 402, 5, 6) sind gar keine Adventivknospen, sondern stellen nur die eingerollte Blattspitze dar, welche sich in einem Ruhestadium befindet und sogar von einer Art von Knospenschuppen, nämlich von speziell dazu umgebildeten Blattsegmenten geschützt wird. In der Gabelung be-

findet sich also die Blattspitze mit deren Vegetationspunkt und Dichotomie ist also ausgeschlossen; die scheinbare Dichotomie rührt nur daher, daß zwei Seitenzweige sich ungefähr gleich stark entwickeln, während die Blattspitze in den Ruhezustand tritt. Hingegen sagt TANSLEY (Vascular system of Matonia pectinata, Ann. of Botany, Vol. XIX, 1905, p. 479), von *Gleichenia* redend:

„A bud normally arises from the angle of the primary dichotomy", und BOWER, l. c. p. 554 meint, daß die Sache der weiteren Untersuchung an jungem Entwickelungsmateriale bedürftig sei.

Mir scheint aber die GÖBELsche Auffassung vollständig begründet, und in seinem Artikel in der New Phytol., 1907 steht auch TANSLEY offenbar auf diesem Boden.

Wir haben also bei den *Gleichenien* mit Blättern zu tun, welche sich in normaler Weise verzweigen und ihre Spitzen in gewöhnlicher Farnweise einrollen, welche aber die Eigentümlichkeit zeigen, vermutlich in Verbindung mit äußeren Umständen, eine Ruheperiode durchzumachen.

Man wird wohl zugeben, daß ein so lange wachsendes Blatt, wie das von *Gleichenia* mit seinen periodischen Ruhestadien, einem Zweige ähnlicher sieht als ein gewöhnliches Blatt, was leicht erklärlich ist, wenn man mit POTONIÉ die Blätter als umgebildete Zweige betrachtet.

Bei unserer *Gleichenia flabellata* und bei allen anderen *Gleichenien* haben wir also ein kriechendes unterirdisches Rhizom, welches in ziemlich großen Intervallen Blätter mit sehr lange anhaltendem Wachstum bildet.

Betrachten wir jetzt einmal die

Anatomie

von *Gleichenia.* Zunächst geht daraus hervor, daß dichotome Verzweigung des Blattes ausgeschlossen ist. In der New Phytol., 1907, p. 136 sagt TANSLEY:

„Each bud contains a direct continuation of the primary C-shaped vascular strand of the rhachis and the vascular strands of the primary branches clearly arise from the sides of this."

Die Anatomie wurde von BOODLE in seinem Aufsatze „Anatomy of Gleichenia", Ann. of Bot., Vol. XV, 1901, p. 703 ff. genau untersucht, ihm ist folgendes entliehen.

Im Rhizom von *Gleichenia flabellata* (Fig. 403, 1) finden wir in den Internodien, wie bei den meisten *Gleichenien,* einen zentralen Xylemstrang, der aus Tracheiden und Parenchym zusammengesetzt und von einem ununterbrochenen Phloemring, Pericykel und Endodermis umgeben ist.

Dieses Xylem ist mesarch und enthält eine Anzahl gesonderter Gruppen (Fig. 403, 2) spiralförmig verdickter Protoxylemelemente. Die Rhizome sind dünn; sie variieren bei den verschiedenen *Gleichenien* zwischen 1 und 3 mm Durchmesser. Im Phloem liegt das Protophloem an der Außen-, das Metaphloem an der Innenseite.

Wenn sich das Rhizom verzweigt, teilt sich die Stele in einfacher Weise, aber das eine Teilstück ist kleiner als das andere und steht lateral, Dichotomie kommt also auch hier nicht vor.

Die Struktur des Knotens von *Gleichenia flabellata* (Fig. 403, 3, 4) mag als Typ der Nodialstruktur beim Subgenus *Mertensia* betrachtet werden. Im Knoten befindet sich eine Parenchymmasse, die Knoteninsel genannt, in deren Zentrum eine Sklerenchymmasse, von einer Endodermis umgeben, sich vorfindet.

An der Innenseite dieser Insel liegt eine Anzahl von Siebgefäßen, welche zusammen einen Bogen bilden, während mehr zerstreute Siebgefäße an der Außenseite vorhanden sind.

Später trennt sich der außerhalb der Knoteninsel gelegene Teil der Stele als Blattbündel ab (Fig. 403, 5, 6) und zwar zunächst bloß an einer Seite, und durch die so entstandene Lücke verbindet sich das äußere Phloem mit dem inneren.

Wir erhalten so ein C-förmiges Blattbündel (Fig. 403, 6), an dessen Innenseite die Endodermis übergreift, und welches eine Sklerenchymmasse umgibt. Die Fig. 403, 5, 6 von *G. circinata* machen dies wohl deutlich.

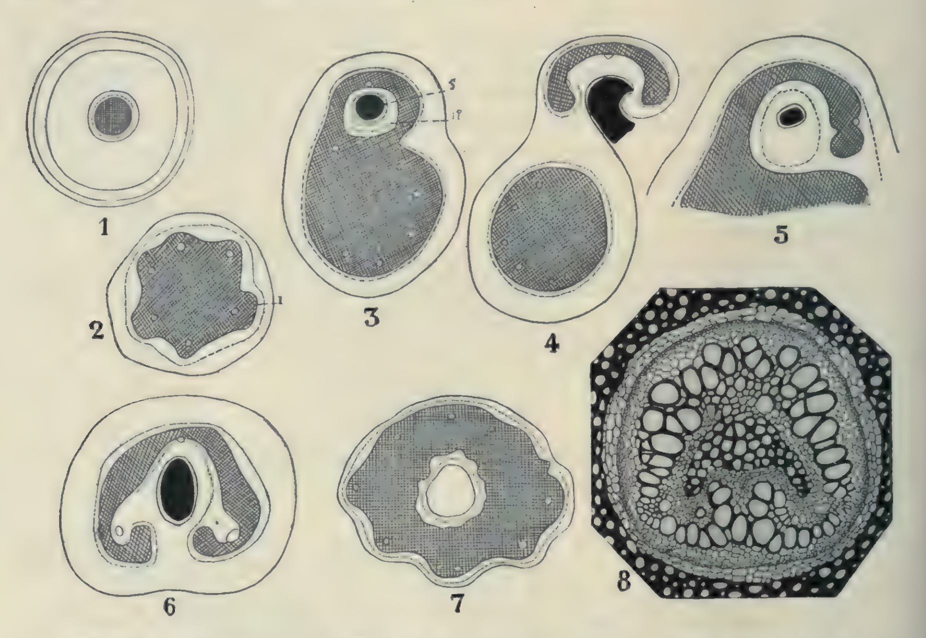


Fig. 403. 1 Diagramm eines Querschnittes durch das Rhizom von Gleichenia flabellata, nach BOODLE. 2 Querschnitt der Stele des Internodiums, das Phloem mittels einer gebrochenen Linie angedeutet, das Metaxylem schraffiert, das Protoxylem durch Kreise angedeutet. R Ort, wo die Wurzelstele angeheftet ist. Gleichenia linearis, nach BOODLE. 3, 4 Querschnitte durch die Stele eines Knotens. S Sklerenchym des Sackes. IP Internes Phloem von Gleichenia flabellata, nach TANSLEY. 5, 6 Gleichenia circinata. 5 Verbindung des Blattbündels mit der Stele. 6 Querschnitt des Blattbündels. 7 Querschnitt der Stele von Gleichenia pectinata, nach BOODLE. 8 Querschnitt der Basis des Petiolus von Gleichenia diacarpa, die pseudosteläre Struktur zeigend, welche durch Zusammenziehung des hufeisenförmigen Xylems entsteht, nach GWYNNE-VAUGHAN.

Wir sehen also, daß auch hier ein Teil der Stele in den Blattstiel hineintritt, wie diese auch in einen Zweig hineintreten würde.

Was sind nun diese „Knoteninseln“?

Um diese Frage beantworten zu können, müssen wir wissen, daß es eine *Gleichenia*-Art gibt, nämlich *G. pectinata,* welche nicht haplostel, sondern amphiphloisch siphonostel ist, und wir müssen uns also die Frage stellen: waren die *Gleichenien* ursprünglich haplostel oder siphonostel?

Im ersteren Falle sind die Knoteninseln die ersten Andeutungen einer anfangenden Siphonostelie, im letzteren die Reste einer in den Inter-

nodien schon verschwundenen amphiphloischen Siphonostelie. Höchstwahrscheinlich ist nun ersteres richtig, denn der junge Stengel der in erwachsenem Zustande siphonostelen *G. pectinata* ist haplostel.

Wir können also wahrscheinlich eine Form wie die haplostele *G. flabellata* mit einer ersten Andeutung von Siphonostelie in den Knoten als primitiv betrachten, eine Auffassung, welche auch durch die Struktur ihrer Sporangien gestützt wird.

Bevor wir aber die Sporangien besprechen, müssen wir noch etwas über die Anatomie der übrigen *Gleichenien* sagen. In erster Linie über diejenigen, welche dem Subgenus *Eugleichenia* angehören. Bei den Arten des Subgenus *Mertensia* war das Blattbündel, wie wir sahen, bogenförmig, bei denen von *Eugleichenia* ist es rund. Letzteres ist also weniger geeignet, den lateralen Teilen des Blattes Wasser zuzuführen, und da nun eben bei dem Subgenus *Eugleichenia* die Fiedern bedeutend weniger als beim Subgenus *Mertensia* entwickelt sind, so haben wir guten Grund zu der Annahme, daß diese anatomische Eigentümlichkeit als eine Reduktion infolge xerophytischer Anpassung aus der C-Form des *Mertensia*-Bündels entstanden ist.

Während also die *Gleicheniaceen* im allgemeinen als eine progressive Gruppe betrachtet werden dürfen, bei welchen die Siphonostelie aus der Haplostelie entstanden ist, gibt es doch eine Art, nämlich *G. (Platyzoma) microphylla*, deren Anatomie meines Erachtens am besten durch Reduktion aus Siphonostelie erklärt werden kann. Bei dieser Art treffen wir nämlich einen hohlen Xylemzylinder an, umgeben von Phloem, und innerhalb des Xylemhohlzylinders befindet sich eine von einer Endodermis umgebene Sklerenchymmasse, aber kein Phloem. Da nun eine Endodermis um eine Sklerenchymmasse herum, an und für sich betrachtet, ganz sinnlos erscheint, scheint mir Tansleys Meinung, daß diese Struktur infolge von Reduktion aus einer amphiphloischen Siphonostele entstanden ist, ansprechender als Bowers Auffassung, welcher sich auch diese Struktur durch progressive Umbildung einer Haplostele entstanden denkt. Bei einzelnen *Gleichenien*, z. B. bei dieser *Platyzoma*, finden wir im Petiolus ein konzentrisches Bündel, das, wie die Fig. 403, 8 von *G. diacarpa* zeigt, wohl sicher durch Zusammenziehung des C-förmigen Bündels der anderen *Gleichenien* entstanden ist.

Die anatomische Struktur von *Stromatopteris* weicht weniger als die von *Platyzoma* von der der übrigen *Gleicheniaceen* ab.

Betrachten wir jetzt einmal die Fruktifikation.

Die Sporangien

der *Gleicheniaceen* zeigen in ihrer Anordnung große Uebereinstimmung mit denen der *Marattiaceen*. So würde man den Sorus von *G. flabellata* (Fig. 404, 5) gewiß, falls infolge von Fossilisation der Annulus undeutlich geworden wäre, für einen *Marattiaceen*-Sorus halten, und das erklärt, weshalb man nicht mit Sicherheit sagen kann, ob die *Gleicheniaceen* schon im Karbon vorhanden waren.

In mancher Hinsicht erinnern die *Gleicheniaceen* sehr an *Botryopterideen* wie *Corynepteris*, und auch die Zahl der Sporen kommt bei der unserer Meinung nach primitivsten Art, nämlich bei *G. flabellata*, der Sporenzahl der *Botryopterideen* am nächsten.

Bei der *Botryopteridee: Stauropteris* nämlich wurden 500—1000 Sporen pro Sporangium gebildet, und *Gleichenia flabellata* hat deren 634—794.

In dieser Hinsicht weicht sie sehr von den übrigen *Gleichenien* ab, deren Sporenzahl pro Sporangium zwischen 220 und 319 schwankt.

Wohl in Verbindung damit ist die Sporangienzahl pro Sorus bei den letzteren Arten größer, indem zwischen den Sporangienkreis von *G. flabellata* neue Sporangien interpoliert sind.

Diese interpolierten Sporangien stehen höher auf der Placenta inseriert als die ursprünglichen und bilden sozusagen eine zweite Etage, wodurch wir einen Uebergang zwischen den flachen Soris der *Gleicheniaceen* vom Typus der *G. flabellata* und den erhabenen Soris der *Cyatheaceen, Dicksoniaceen, Loxsomaceen* und *Hymenophyllaceen* mit ihren zumal bei letzteren stark verlängerten Placenten erhalten.

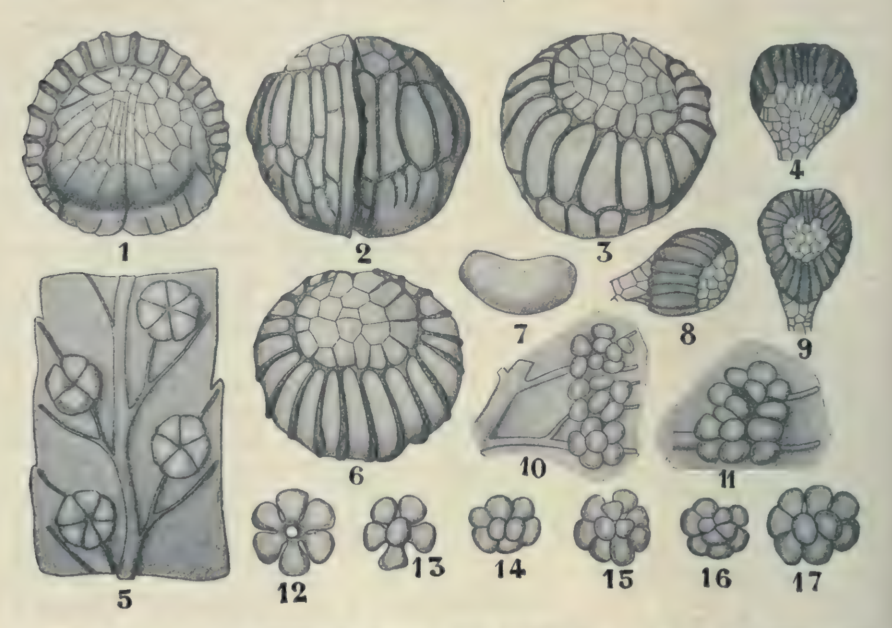


Fig. 404. 1, 2, 3, 6 Sporangien von Gleichenia diacarpa R. Br. in verschiedener Lage. 1 und 2 die Dehiszenz zeigend, nach Diels. 5 Teil eines fertilen Segmentes von G. flabellata R. Br. mit Aderung und Soris. 7 Spore von G. pedalis Kaulf. 4, 8, 9 Sporangien von G. dichotoma, von verschiedenen Seiten gesehen. 10, 11 Zerklüftung der Sori von G. dichotoma. 12—17 Radiär gebaute Sori, aber mit einem oder mehreren Sporangien im Zentrum des Sorus.

Auch gibt es bei den *Gleicheniaceen* bisweilen Synangien, die durch Verschmelzung von benachbarten Sporangien entstanden sind, was ebenfalls zeigt, daß sie trotz ihres uniseriaten Annulus noch nicht ganz im Sinne der typischen Leptosporangiaten differenziert sind. In bezug auf die Lage des Annulus ist zu bemerken, daß diese von der der *Botryopterideen* abweicht, denn während sie bei letzteren der Länge nach verlief, ist sie hier schief, nähert sich also einer Querlage.

Was die Bildung der Sporangien selbst betrifft, so verlaufen die dazu führenden Teilungen nicht so regelmäßig wie bei den ausgesprochenen Leptosporangiaten, wenn auch im allgemeinen deren Typus eingehalten wird. Auch in dieser Hinsicht sind die *Gleicheniaceen* als noch nicht ganz in leptosporangiatem Sinne spezialisiert anzusehen.

Es bleibt noch die

x-Generation

zu betrachten übrig. Im allgemeinen entwickelt sich das Prothallium wie das eines typischen *Leptosporangiaten*, z. B. eines *Polypodiums*, aber es weist doch noch primitive Merkmale auf. So hat es z. B. mit *Osmunda* die Eigentümlichkeit gemein, daß bisweilen ein Mittelnerv gebildet wird, und es bildet auch, wie das Prothallium von *Osmunda*, reichlich Adventivsprosse.

In der Bildung des Embryos hingegen ist *Gleichenia* typisch leptosporangiat.

Summa summarum dürfen wir also die *Gleicheniaceen* wohl als die am wenigsten spezialisierten *Leptosporangiaten* betrachten.

Achtunddreissigste Vorlesung.

Die Polyciliaten.

VII. Die Filicales.

c) D...sporangiaten. II.

Von den *Gleicheniaceen* könn...nun in erster Linie die Familie der

Matoniace...

ableiten. Diese kleine Familie zählt nur Genus, *Matonia*, mit 2 Arten.

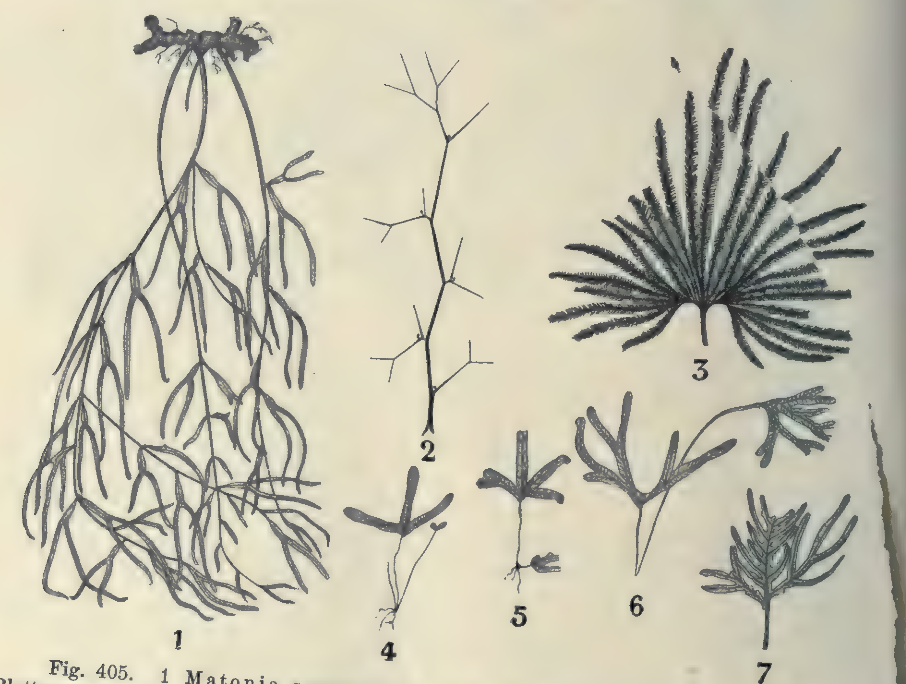


Fig. 405. 1 Matonia sarmentosa BAH., Habitus, nach DIELS. 2 Schema der Blattverzweigung von M. sarmentosa, nach DIELS. 3 M. pectinata R. BR., nach Mrs. SEWARD. 4—7 Junge Pflanzen und junges abgeschnittenes Blatt von M. pectinata, nach TANSLEY und LULHAM.

Diese beiden Arten sehen sich sehr unähnlich. Die eine, *M. pectinata* R. BR. (Fig. 405, 3), ist ein kräftiger Erdfarn mit langem kriechendem

Rhizom, welches sich, wenigstens scheinbar, dichotom verzweigt und an seiner Oberseite weit entfernte, vereinzelte, fußförmige Blätter bildet, welche oft mehr als mannshoch werden. Die Art findet sich im Berglande Sarawaks und auf Mount Ophir bei Singapore zwischen 1000 und 1500 m Höhe, und bekleidet dort oft große Strecken mit einem dichten Laubdach. Auch ist sie auf verschiedenen Malayischen Inseln, nahe der Küste, angetroffen worden. Nach POTONIÉ kommt dieselbe Art schon fossil in der Kreide von Mähren vor. Offenbar haben wir es also mit einer stark zurückgedrängten Form zu tun.

Die andere Art, *M. sarmentosa* R. BR. (Fig. 405, 1), hat einen ganz anderen Habitus. Zwar hat auch sie ein dicht mit Spreuhaaren bekleidetes Rhizom, aber dieses kriecht auf Felsen oder kommt auch wohl epiphytisch vor, und weit davon entfernt, über mannshohe, aufrechte, fußförmige (pedate) Blätter zu bilden, bildet sie etwa meterlange, herunterhängende, eigentümlich verzweigte Blätter. Sie ist bis jetzt nur aus Kalkgebirgen Borneos bekannt geworden.

Betrachten wir nun zunächst einmal

Matonia pectinata.

Das erwachsene Blatt hat eine sehr eigentümliche Struktur. SEWARD beschreibt es in folgender Weise:

„Der lange Petiolus gabelt sich, und ein jeder der zurückgekrümmten Zweige bildet an seiner Oberseite laterale, einfach gefiederte Zweige in skorpoider Anordnung.“ Bei allen Blättern aber, welche TANSLEY (TANSLEY und LULHAM, Vascular system of Matonia pectinata, Ann. of Botany, Vol. XIX, 1905, p. 477 ff.) auf Mount Ophir sah, ist eine einfach gefiederte Pinna in der Gabelung vorhanden, und diese ist meistens die längste von allen Pinnae. Wenn auch das wenige jugendliche Material, welches TANSLEY sammeln konnte, eine endgültige Lösung nicht zuließ, so meint er doch, daß höchstwahrscheinlich folgende Vorstellung, welche er sich von der Bildung des Blattes gemacht hat, richtig ist.

Wahrscheinlich ist die erste Verzweigung des Blattes dichotom. Die Pinna in der Gabelung betrachtet TANSLEY als einen Mittellappen, d. h. als etwas ähnliches, wie bei vielen Lebermoosen bei der Verzweigung des Frons vorkommt. Es ist dieser Mittellappen, welcher vielen jungen Blättern das eigentümliche trifoliate Aeußere gibt.

Es ist aber nicht nötig, diesen Mittellappen, wie bei den Lebermoosen, als ein Organ sui generis zu betrachten. Man kann annehmen, und Fig. 405, 5, 6 und 7 sprechen dafür, daß es ursprünglich der innere Zweig einer zweiten Dichotomie gewesen ist, welcher zu einer Pinna umgebildet wurde, denn auch die weitere Verzweigung der primären Gabelzweige zeigt zunächst Neigung zu Dichotomie, geht aber bald in monopodiale Verzweigung über.

Die skorpoide Struktur wird nun nach TANSLEY vermutlich dadurch verursacht, daß bloß der untere (der äußere) Zweig einer jeden Gabelung sich wieder dichotom verzweigt, während der innere (obere) sich zu einer Pinna umbildet.

Schließlich würde also das Ganze aus wiederholter Dichotomie hervorgegangen sein, was das *Matonia*-Blatt nach TANSLEYS damaliger Meinung mit dem ebenfalls dichotomen *Gleichenia*-Blatte in Verbindung bringen würde. Wir sahen aber schon, daß TANSLEY sich später der GÖBELschen

Meinung angeschlossen hat, daß das *Gleichenia*-Blatt sich nicht dichotom verzweigt.

Einfacher scheint es mir deshalb, in das *Matonia*-Blatt keine Dichotomie hinein zu konstruieren, sondern den Mittellappen anzusehen als die Blattspitze, als das Homologon also der „Knospe" in der Gabelung von *Gleichenia*, und die Verzweigung, wie bei dieser, für monopodial zu halten.

Der Unterschied zwischen dem *Matonia*- und dem *Gleichenia*-Blatte läge also darin, daß bei letzterem periodisch eine Ruheperiode eintritt, bei ersterem hingegen nicht.

Das Blatt von *M. sarmentosa* ist auf den ersten Blick sehr verschieden von dem von *M. pectinata*. Nach Bower läßt es sich aber wohl davon ableiten. Da ich von dieser Pflanze bloß die Figur in

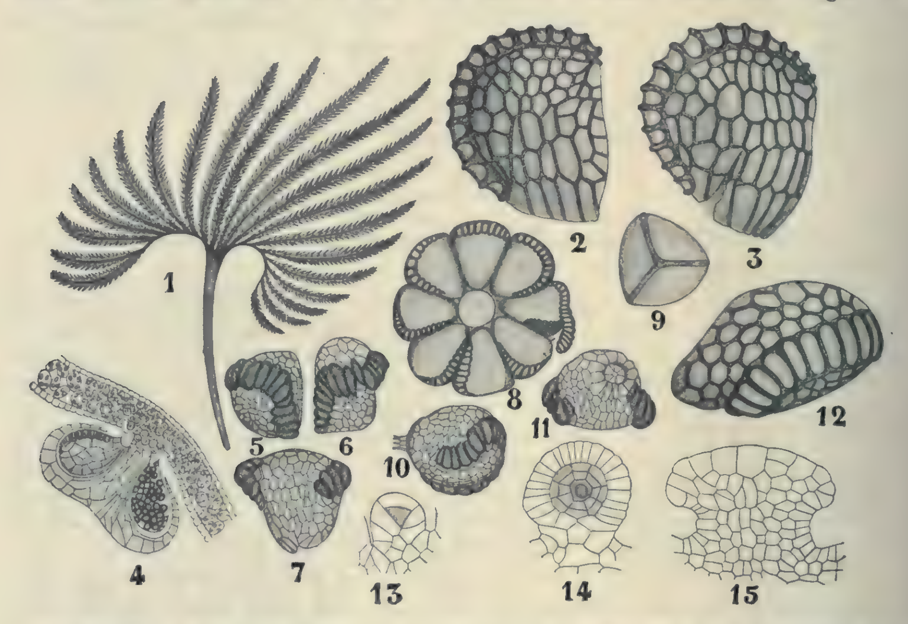


Fig. 406. 1 Blatt von Matonia pectinata, nach Diels. 2, 3, 12 Sporangien von verschiedenen Seiten, nach Diels. 9 Spore, nach Diels. 4 Längsschnitt durch den Sorus, nach Diels. 5—8, 10, 11, 13—15 Entwickelung der Sporangien, nach Bower.

Engler und Prantl kenne, habe ich in dieser Angelegenheit kein eigenes Urteil, aber die „Gabelknospen" scheinen darauf hinzuweisen, daß es unschwer mit dem *Gleichenia*-Blatte in Verbindung zu bringen wäre.

Die Sporangien

der *Matoniaceen* sind im allgemeinen denen der *Gleicheniaceen* gleich, aber mehr typisch leptosporangiat. Sie enthalten die für Leptosporangiaten typische Sporenzahl, nämlich 64.

Der Sorus unterscheidet sich von dem der *Gleicheniaceen* dadurch, daß er von einem Indusium bedeckt ist, so daß man sich die *Matoniaceen* progressiv in leptosporangiater Richtung aus den *Gleicheniaceen* hervorgegangen denken kann. Man würde sie fast indusiate *Gleicheniaceen* nennen können.

Auch in bezug auf die Anatomie können die *Matoniaceen* recht gut aus den *Gleicheniaceen* hervorgegangen sein, und zwar aus amphiphloisch siphonostelen Formen wie *Gleichenia pectinata*; ihr Aufbau ist aber viel komplizierter.

Die Anatomie

von *Matonia pectinata* ist durch die Untersuchungen von SEWARD und von TANSLEY und LULHAM sehr gut bekannt.

Sie kann bisweilen sehr kompliziert sein, gehört aber zweifellos dem amphiphloisch siphonostelen Typus an.

Es ist also sicher angebracht, hier zu erörtern, wie man sich diesen Typus aus der Haplostele hervorgegangen denken kann.

Wir haben früher schon gesehen, daß wir z. B. bei *Gleichenia flabellata* den Anfang der Umbildung einer Haplostele zu einer Siphonostele beobachten können, nämlich im Knoten bei der Bildung der sogenannten Knoteninsel. Diese Struktur, welche wir nun bei *Gleichenia flabellata* nur im Knoten sehen, erstreckt sich bei *Lindsaya* über das ganze Internodium, wodurch der sogenannte *Lindsaya*-Typus (Fig. 407, I) entsteht, ein Stelärtypus, der von einer amphiphloischen Siphonostele eigentlich nur durch die einseitig stärkere Entwickelung des Xylems verschieden ist, weshalb das das innere Phloem enthaltende Mark nicht zentrisch, sondern stark exzentrisch liegt.

1 2 3 4 5 6 7

Fig. 407. I. Lindsaya scandens. 1—4 Serie von Querschnitten durch ein Internodium, das innere Phloem und die Anheftungsweise des Blattbündels zeigend, nach TANSLEY. II. Matonia pectinata. 5—7 Zeichnungen nach Wachsmodellen des Stelarsystems, 5 von einem jungen Stengel, einen Knoten zeigend, 6 von einem älteren Stengel, den Knoten von hinten gesehen zeigend, 7 noch älterer Knoten von vorn gesehen, nach TANSLEY und LULHAM.

Was nun die Faktoren betrifft, welche zu der Bildung der amphiphloischen Siphonostele führten, so sind diese so gut von TANSLEY (New Phytol., 1907, p. 149) auseinandergesetzt, daß ich mich auf eine Uebersetzung seiner Auffassungen beschränken will.

„In erster Linie sei darauf hingewiesen, daß die amphiphloische Siphonostele meistens vergesellschaftet ist mit einem bogenförmig gekrümmten Blattbündel, also mit einem Blattbündeltypus, welcher als eine unvollkommene (halbe) amphiphloische Siphonostele betrachtet werden kann.

Es ist gewiß eine auffällige Tatsache, daß dieser Blattbündeltypus auch bei vielen Formen mit haplostelem Stammbündel angetroffen wird, so z. B. bei gewissen protostelen *Botryopterideen*. Der ⌒-förmige Blattbündeltypus ist korrelativ mit einem flachen Blatte mit lateralen Fiedern verbunden, und ist, wie auch sein Ursprung sein möge, zweifellos für die Wasserversorgung eines solchen Blattes sehr geeignet.

Erhöhte Anforderungen, welche an das Blatt gestellt werden, werden gewiß dazu führen, die ⌒-förmige Struktur bis an die Insertionsstelle des Blattbündels an der Stammstele fortzusetzen, wie man das bei *Gleichenia flabellata* sieht.

Der Effekt der Insertion eines breiten ⌒-förmigen Bündels auf einer Haplostele ist nicht schwer einzusehen. Der Wasserstrom, der in den Stamm hinaufsteigt und zum Teil in das Blattbündel abgeführt wird, wird einen peripheren Verlauf nehmen, und die trachealen Elemente der Stele, welche dem Zentrum des Blattbündels gegenüberliegen, werden dadurch kein Wasser mehr erhalten und schließlich nicht mehr gebildet werden. So wird also das Gewebe in der konkaven Seite des Blattbündels nach und nach in der Stammstele hinuntersteigen, und so wird die Knoteninsel, welche wir bei *Gleichenia* kennen lernten, gebildet werden.

Zu gleicher Zeit wird jegliche Verbreiterung der Bogenspannung des ⌒-förmigen Blattbündels eine Zunahme des Durchmessers der Stammstele nötig machen, um Platz für die Insertion des Blattbündels zu schaffen. Falls das Xylem der Stammstele solide bliebe, würde es zunehmen im Verhältnis zum Quadrat des Durchmessers der vergrößerten Stele, was mehr sein würde als der neue Zustand erforderte. Dies wird also wiederum zu einer Umbildung des zentralen Teiles des Xylems in passives Gewebe und also zu weiterer peripherer Lokalisierung des Stammstele-Xylems führen. Dadurch, daß das zentrale Xylem in das Internodium hinein bis zu dem absteigenden Bündel des darunter gelegenen Knotens außer Tätigkeit träte, wäre die hohle Stele, die Siphonostele, entstanden. Die Entwickelung der Siphonostele ist also offenbar die Folge einer basipetalen Entwickelung, welche vom Insertionspunkte eines ⌒-förmigen Blattbündels ausging."

Bei vielen amphiphloischen Siphonostelen haben wir nun noch im Zentrum des Markes, wie wir bei *Gleichenia* sehen, einen Sklerenchymstrang. Dieser dient nach Tansley dazu, um im Knoten das absteigende Blattbündel mechanisch zu stützen und die Starrheit des ganzen Systems zu erhöhen.

Mit Recht sagt Tansley, daß „der Umstand, daß der *Lindsaya*-Typus nicht nur bei erwachsenen *Lindsayas*, sondern auch in der Ontogenie der meisten bis jetzt untersuchten höheren Farnstämme vorkommt", zeige, daß das Hinuntersteigen eines inneren Phloems oft dem Hinuntersteigen einer inneren Endodermis und einer Sklerenchymmasse vorangeht. Und dies erklärt sich wohl dadurch, daß das vergrößerte Blatt zunächst mehr Gewebe zur Abfuhr der von ihm gebildeten Nahrung erheischt.

Was die Bildung der Blattlücke betrifft, sagt Tansley, so ist diese eine notwendige Folge der großen Erweiterung der Stele und der damit gepaarten Verdünnung des Gefäßringes bei der Bildung einer Siphono-

stele. Der Gefäßring wird zerbrochen bei der Abgabe des Bündels oder mit andern Worten, die Gefäßelemente in der Blattachsel werden nicht gebildet, weil der Wasserstrom an dieser Seite der Stele in den Tracheen des Blattbündels abgeführt wird.

Die so gebildete Blattlücke wird „repariert" durch die Bildung trachealer Elemente an einem Punkte oberhalb der Stelle, welche durch die Abzweigung des Blattbündels beeinflußt wird, in vielen Fällen aber, zumal dort, wo der Gefäßring einen großen Querschnitt hat, in anderer Weise, welche wir später besprechen werden.

Gewisse amphiphloisch siphonostele Farne haben keine Blattlücken, aber dies ist ziemlich sicher die Folge einer Reduktion des Bündels, z. B. infolge von Xerophilie.

Die amphiphloische Siphonostele ist charakteristisch für Farne eines mittleren Evolutionsgrades, wenn sie auch bei vielen niedrigeren und einzelnen höheren Farnen angetroffen wird.

Am höchsten ist dieser Typus gewiß bei *Matonia pectinata* entwickelt (Fig. 407, II), bei welcher Art bisweilen drei amphiphloische Siphonostelen, eine in die andere geschoben, vorkommen.

Auch hier aber finden wir im jungen Stengel eine Haplostele, und nach Tansley entsteht auch hier später in derselben Weise wie bei *Gleichenia flabellata* eine Knoteninsel. Diese steigt schon nach der Bildung des zweiten Blattes in das Internodium hinunter, wodurch der *Lindsaya*-Typus entsteht. Dieser Typus geht alsbald in eine echte konzentrische amphiphloische Siphonostele mit typischen Blattlücken über.

Später sehen wir in den Knoten Xylemrippen nach innen vorragen; diese werden in nachfolgenden Knoten größer und setzen sich je länger je mehr im Internodium fort, bis die Rippe, wie Bower dies ausdrückt, sich mit einer ähnlichen Xylemverbreiterung des nächstfolgenden Knotens vereinigt. Dadurch entsteht ein ununterbrochener, zentraler, solider Xylemstrang, der in den Knoten mit dem äußeren Xylemzylinder in Verbindung tritt.

Derselbe Vorgang kann sich im zentralen Strang wiederholen; auch dieser schreitet dann von haplosteler zu siphonosteler Struktur, und infolgedessen entsteht ein zweiter Xylemring, der nun wieder in der oben beschriebenen Weise zur Bildung eines dritten führen kann.

Summa summarum lassen sich die *Matoniaceen* als in der Richtung von Siphonostelie und Leptosporangie fortgeschrittene *Gleicheniaceen* betrachten. Ihre Prothallien sind noch unbekannt.

Neununddreissigste Vorlesung.

Die Polyciliaten.

III. Die Filicales.

c) Die Leptosporangiaten. III.

Wie lassen sich nun die

Schizaeaceen

anschließen? Zu dieser Familie gehört eine viel größere Artenzahl als zu den *Matoniaceen*, aber die Zahl der Genera ist auch bei ihr beschränkt. Wir kennen deren unter den rezenten Formen bloß vier, nämlich *Lygodium*, *Schizaea*, *Aneimia* und *Mohria*. Das von den *Schizaeaceen* bewohnte Areal ist, wie DIELS sagt, sehr ausgedehnt, da *Schizaeaceen* das ganze Tropengebiet und große Strecken der Subtropen bewohnen.

Während sie in den borealen Ländern der östlichen Halbkugel ganz fehlen, dringen sie im atlandischen Nordamerika bis zu dem fünfzigsten Breitengrad vor.

Uebrigens verhalten sich die drei Gruppen, in die man öfters die *Schizaeaceen* einteilt, nämlich *Schizaeeae* (*Schizaea*), *Lygodieae* (*Lygodium*) und *Aneimieae* (*Aneimia* + *Mohria*), in dieser Hinsicht sehr verschieden. Die *Schizaeeae* haben das größte Wohngebiet, über das sich ihre an die verschiedensten Klimate angepaßte Arten sehr unregelmäßig verbreiten.

Die *Lygodieae* kulminieren deutlich in den östlichen Paläotropen und dringen von dort weit in gemäßigte Zonen vor, nördlich z. B. bis nach Japan, südlich bis nach Neu-Seeland, während sie in der Neuen Welt auf den Antillen ihre Hauptentwickelung erreichen, um im tropischen Südamerika merklich abzunehmen.

Hingegen ist das Areal der *Aneimieae* viel beschränkter. *Mohria* kommt nämlich nur in Afrika, *Aneimia* mit Ausnahme zweier afrikanischer Arten nur in Südamerika vor.

Deutet diese Verbreitung der *Schizaeaceen* schon darauf hin, daß diese Gruppe früher vermutlich in der ganzen Welt vorkam, so erheben die in Europa gefundenen Fossilien diese Vermutung zur Gewißheit, so daß wir in den jetzt noch vorhandenen *Schizaeaceen* sicher die Reste einer früher kosmopolitischen Familie erblicken dürfen.

Betrachten wir sie jetzt etwas näher.

Was uns bei den *Schizaeaceen* am meisten auffällt, ist der Umstand, daß sie keine eigentlichen Sori besitzen, sondern daß ihre Sporangien isoliert stehen, oder, vielleicht besser ausgedrückt, daß ihre Sori zu einem einzigen Sporangium reduziert sind. Falls diese Auffassung richtig ist, lassen sie sich wohl am besten von Farnen ableiten mit großen Sporangien, welche ungefähr wie bei den *Gleicheniaceen* gestellt waren; das und nichts mehr will die Linie besagen, welche im Stammbaum auf S. 664 die *Schizaeaceen* mit den *Gleicheniaceen* verbindet. Rezente *Schizaeaceen* von rezenten *Gleicheniaceen* ableiten will ich nicht. Auch ein anderer Umstand weist auf ihre Abstammung von *Gleicheniaceen*-artigen Ahnen hin.

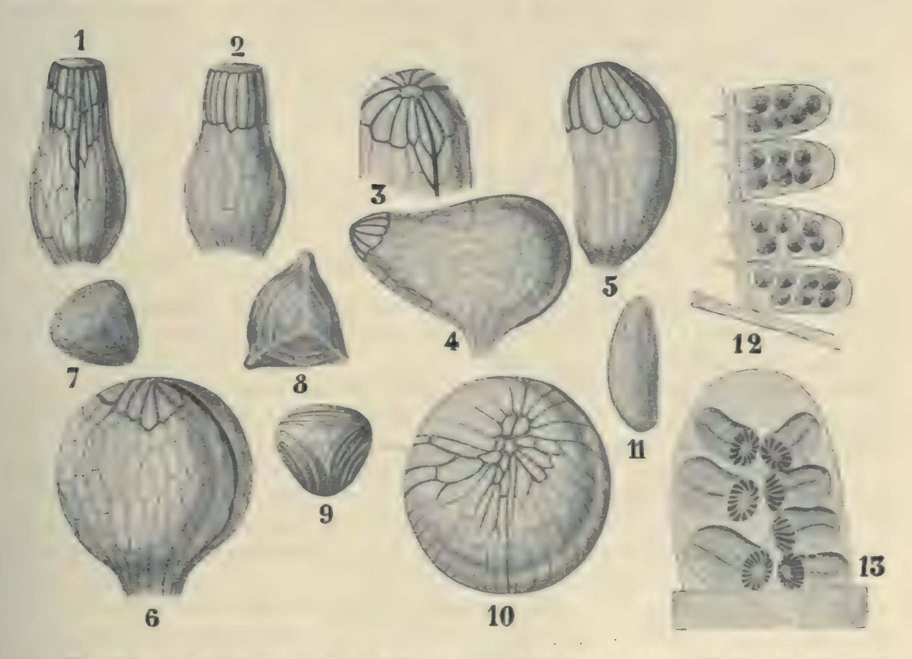


Fig. 408. 1—11 Sporangien und Sporen von Schizaeaceae. 12 Senftenbergia (Pecopteris) elegans CORDA, Teil eines Sporophylls, nach ZEILLER. 13 Klukia exilis (PHILIPPS) RACIBORSKI. Fertiler Fieder der letzten Ordnung von unten gesehen, nach RACIBORSKI.

Betrachtet man obenstehende Abbildungen von *Schizaeaceen*-Sporangien, so sieht man, daß der Annulus anscheinend apikal ist. Dies ist jedoch eine Täuschung, denn wie sehr sie auch dem Scheitel genähert sein mag, so liegt doch stets in der Mitte des Annulus wenigstens eine Zelle der unveränderten Sporangienwand, welche zeigt, daß der Ring nicht apikal, sondern als ein weit nach oben geschobener *Gleicheniaceen*-Annulus zu betrachten ist. Der Umstand, daß der Annulus bei fossilen *Schizaeaceen*, ja sogar bei gewissen rezenten *Lygodien* multiseriat sein kann, zeigt, daß wir es mit einer verhältnismäßig primitiven Gruppe zu tun haben, während auch die zahlreichen Sporen in den großen Sporangien darauf hinweisen, daß die Leptosporangie noch keine vollkommene ist.

Uebrigens stehen die Genera der *Schizaeaceen*, wenn sie sich auch nicht voneinander ohne weiteres ableiten lassen, doch sicher auf sehr

verschiedenen Entwickelungsstufen; das lehren nicht nur eine äußere Betrachtung, sondern auch ihre vergleichende Anatomie, sowie andere Eigentümlichkeiten.

So weist z. B. HEIM (Untersuchungen über Farnprothallien, Flora, 1896, S. 329) darauf hin, daß man bei den *Schizaeaceen* in bezug auf ihre Prothallien zwei Reihen unterscheiden kann.

Bei den *Aneimieae* (*Aneimia* + *Mohria*) wachsen die Prothallien ohne Scheitelzelle und werden unregelmäßig herzförmig; nierenförmige Haare finden sich auf allen Teilen.

Bei den *Lygodieae* haben wir hingegen normale Herzform mit anhaltendem Scheitelzellenwachstum, während Haare fehlen.

Ueberdies öffnen sich die Antheridien der *Lygodien* durch Abhebung der Kappenzelle, einer nach HEIM für die niedrigeren Farne, für die *Osmundaceen, Gleicheniaceen, Hymenophyllaceen, Cyatheaceen* und *Dicksoniaceen* charakteristischen Oeffnungsweise, während bei den *Aneimieae* die Kappenzelle sternförmig durchbrochen wird, wie das für die *Polypodiaceen* typisch ist.

Bevor wir nun zu einer Besprechung der rezenten Genera schreiten, mag etwas über

Fossile Schizaeaceae

gesagt werden. Die ältesten bekannten Reste kommen im oberen Karbon vor; von diesen ist *Senftenbergia* (*Pecopteris*) *elegans* (Fig. 408, 12) die am besten bekannte Art.

Die Blätter haben hier die Form einer *Pecopteris* und tragen an ihrer Unterseite, in einiger Entfernung vom Rande, große solitäre *Schizaeaceen*-Sporangien, deren Ring aber noch multiseriat ist.

Der Ring scheint hier rein apikal zu liegen, aber ZEILLER bemerkt mit Recht, daß, wo der Annulus bei rezenten Formen oft nur eine einzige Wandzelle umgibt, ein Fossil außerordentlich gut erhalten sein müßte, um diese Eigentümlichkeit zu zeigen. Wir dürfen also wohl annehmen, daß auch hier wenigstens eine gewöhnliche Wandzelle im Zentrum des Annulus vorhanden war, und dann unterscheidet sich dieses Sporangium von dem der meisten rezenten *Schizaeaceen* nur durch seinen multiseriaten Ring, welcher, wie wir sahen, wenigstens partiell auch noch bei einzelnen rezenten *Lygodium*-Arten vorkommt.

Eine jüngere fossile Form, nämlich die jurassische Gattung *Klukia* (Fig. 408, 13), hat bereits einen uniseriaten Annulus. Auch hier ist das Blatt vom *Pecopteris*-Typus und trägt, wie die Figur von *Klukia exilis* RAC. zeigt, die Sporangien in derselben Weise wie *Senftenbergia* an der Unterseite.

Wir dürfen daraus also wohl schließen, daß die *Schizaeaceen* ursprünglich *Pecopteris*-artige Blätter gehabt haben, und daß die fertilen damals noch nicht, wie jetzt der Fall ist, von den sterilen formverschieden waren.

Charakterisieren wir jetzt einmal die rezenten Genera kurz. Die Gattung

Lygodium

umfaßt Arten mit kriechenden Rhizomen, welche an ihrer Oberseite zwei Reihen von Blättern tragen, deren Insertionslinien sich aber so sehr genähert haben, daß scheinbar nur eine Reihe von Blättern vorhanden ist.

Diese Blätter verhalten sich eigentlich wie Stengel.

Mit Ausnahme der Primärblätter zeigen sie unbeschränktes Längenwachstum, sie können denn auch unter Umständen die respektable Länge von 100 Fuß erreichen; sie winden sich um Stützen, als wären es Stengel windender Pflanzen, und sind gleichzeitig, wie GÖBEL nachwies, Spreizkletterer.

Der Bau der Blätter ist prinzipiell derselbe wie der der *Gleicheniaceen*, scheinbar also dichotom mit eingerollter Vegetationsspitze.

Es ist bei den *Lygodien* eine Differenzierung in sterile und fertile Fiedern eingetreten, die letzteren sind stärker eingeschnitten und finden sich nur an den oberen Teilen des Blattes.



Fig. 409. I. (links) Lygodium palmatum. II. (rechts) L. Smithianum. Originale nach Exemplaren des Leidener Reichsherbariums.

Zweifellos läßt sich die Verzweigung des *Lygodium*-Blattes ursprünglich auf Dichotomie zurückführen, wenn auch jetzt vielfach monopodiale Verzweigung vorliegt.

Der einfachste Fall, eine dichotome fußförmige Verzweigung mit mehr oder weniger skorpoider Nervatur, welche an die Verzweigung des Blattes von *Matonia pedata* erinnert, treffen wir bei den sterilen Blättern von *Lygodium palmatum* (Fig. 409, I) an, welches aber schon gefiederte fertile Blätter hat.

Während die Dichotomien bei *L. palmatum* noch über eine große Strecke zusammenhängen, so daß das Blatt eigentlich fiederspaltig ist, sind sie bei *L. Smithianum* (Fig. 409, II) z. B. ganz frei.

Das andere Extrem, scheinbar vollkommen gefiederte Blätter, zeigt *L. polystachyum* (Fig. 411, 1), auch wohl *L. pinnatifidum* genannt.

Fossil ist *Lygodium* schon aus der Kreide von Aachen bekannt.

Eigentümlich ist der Umstand, daß bei vielen *Lygodien* die Blattzipfel mittels eines speziellen Trennungsgewebes abfallen, so z. B. bei *L. articulatum, L. volubile.*

Die Sporangien entstehen bei *Lygodium* nicht, wie bei den meisten Farnen, an der flachen Unterseite des Blattes, sondern aus marginalen

Zellen, sie entstehen also auf der Kante. Später aber wächst der Blattrand über die Sporangien hinweg, wodurch sie auf die Unterseite des Blattes verschoben werden. Ob dies ganz richtig ist, oder ob die Sporangien dennoch auf der Unterseite des Blattes, nur sehr dem Rande genähert, angelegt werden, erfordert erneute Untersuchung.

Wie dem auch sei, sicher ist der Zustand von dem der fossilen *Klukia* sehr verschieden, denn auch bei den erwachsenen Sporophyllen stehen die Sporangien nicht an der Unterseite der gewöhnlichen Fiedern, sondern an der Unterseite spezieller Blattlappen. Sie werden von lateral entstandenen Anhängegebilden, sogenannten Sorophoren, getragen, welche vielfach als Neubildungen angesehen werden, deren Homologon bei den sterilen Blättern fehlt. In der Tat sind sie nur auf eine feinere



Fig. 410. Lygodium venustum. 1 Habitus, nach einem Exemplare aus dem Reichsherbarium. 2—4 Sori, nach GÖBEL.

Zerschlitzung der Sporophylle zurückzuführen, wie das bei der Behandlung von *Schizaea* klar werden wird.

Jedes Sporangium ist schließlich von einem Indusium bedeckt (Fig. 410, 2—4). Da der Ring quer verläuft, öffnen sich die Sporangien natürlich mittels eines Längsrisses, der, wie GÖBEL nachwies, nach der offenen Seite des Indusiums gerichtet ist.

Lygodium ist demnach ein Farn, der auf speziellen fertilen lateralen Auswüchsen der Sporophylle, den Sorophoren, marginale Sporangien bildet, welche später durch Auswachsen der Oberseite des Sorophors auf dessen Unterseite verschoben werden, und bei denen jedes Sporangium von einem Indusium geschützt wird.

In bezug auf der Anatomie ist *Lygodium* die einfachste Gattung aller *Schizaeaceen*.

Im Rhizom treffen wir eine Haplostele ohne typisches Protoxylem an. Die zuerst gebildeten Tracheiden — sie liegen an der Außenseite

des späteren Xylemstranges — haben keine spiraligen Wandverdickungen. Das rührt wahrscheinlich daher, daß das Xylem nur langsam in die Länge wächst.

In das Blatt tritt nur ein Bündel ein, ohne viel Störung in der Rhizomstele zu verursachen; dieses Bündel ist aber sehr eigentümlich gebaut, ja, wie TANSLEY bemerkt, für Farne sogar ein Unikum.

Auf dem Querschnitt ist dieses Bündel rundlich oder oval, zeigt aber im Xylem Einbuchtungen, ja dieses Xylem kann sogar bei *L. palmatum* die Form eines gleichseitigen Dreiecks annehmen mit einer Protoxylemgruppe an jeder Ecke, wie bei *Sphenophyllum* im Stamme. Nach der Basis zu wird das Xylem meistens runder; es ist über die ganze Länge des Blattbündels von einem Phloemring umgeben, der sich in den Einbuchtungen des Phloems verbreitet.



Fig. 411. Lygodium polystachyum. 1 Fertiler Wedel. 2 Steriler Wedel, nach Exemplaren aus dem Leidener Reichsherbarium. 3 Querschnitt durch das Rhizom von Lygodium dichotomum, nach BOODLE. 4 Querschnitt durch den Stengel einer Keimpflanze von L. japonicum unterhalb des ersten Blattes, nach BOODLE.

Offenbar haben wir also mit einer nur wenig modifizierten Haplostele zu tun, und der ganze anatomische Aufbau von *Lygodium* ist also sehr einfach. Auch in Hinsicht auf ihre Sporangien sind viele *Lygodien* mit einer Sporenzahl von etwa 256 als wenig differenziert zu betrachten. In dieser Hinsicht ist übrigens keine einzige *Schizaeacee* rein leptosporangiat, die Zahl 128, welche bei *Schizaea, Mohria, Aneimia* und auch bei *Lygodium pinnatifidum* vorkommt, ist für eine typische *Leptosporangiate* viel zu hoch.

Betrachten wir jetzt einmal die

Prothallien.

Von den *Lygodien*-Prothallien gibt BAUKE (Bot. Ztg., 1880, Beilage) gute Abbildungen, von denen eine Auswahl hier reproduziert werden mag.

Daraus geht hervor, daß bald eine zweischneidige apikale Scheitelzelle entsteht, welche sogar noch aktiv bleibt, wenn sie bei anderen

Prothallien schon verschwunden ist, nämlich wenn die Archegonien bereits gebildet sind. Die gewöhnliche Herzform, wie wir diese bei den *Polypodiaceen* kennen, tritt schon früh ein.

Bauke hat angegeben, daß die *Lygodium*-Prothallien diöcisch seien, er fand eigentlich nur ♀ Prothallien, Antheridien wurden bloß an alten wuchernden Prothallien angetroffen.

Hingegen fand Heim (Flora 1896), daß die Prothallien Archegonien und Antheridien produzieren, daß sie aber, ein bei Farnen seltener Fall, stark protogyn sind. Die Antheridien öffnen sich durch Abheben der Kappenzelle, sie sowohl wie die Archegonien sind normal gebaut; die Rhizoide sind anfangs weiß, später braun; sie sind negativ heliotropisch.

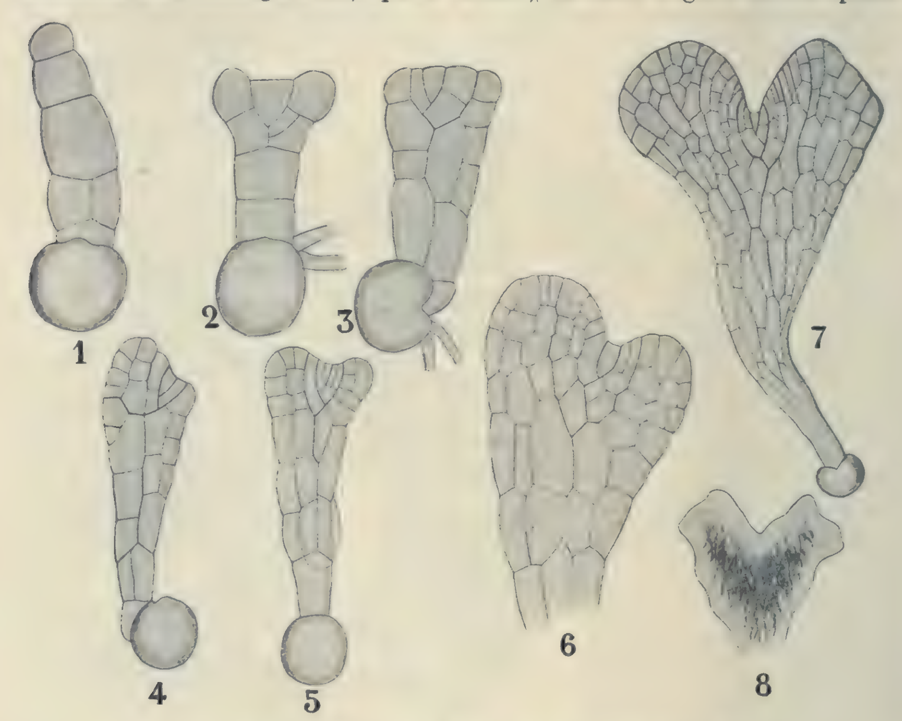


Fig. 412. Prothalliumentwickelung von Lygodium, nach Bauke.

Eigentümlich ist die kollenchymatische Verdickung der Wände der Prothalliumzellen, welche nach Behandlung mit Eau de Javelle und Kongorot besonders deutlich wird. Es ist dies für alle *Schizaeaceen*-Prothallien charakteristisch. Göbel beschreibt eine eigenartige Abnormität, welche bisweilen bei den Archegonien von *Lygodium* auftritt, und welche er „Vergrünung" nennt.

Während nämlich sonst nach der Befruchtung der Archegoniumhals bald abstirbt, bildete sich in den Zellen des Halses Chlorophyll, und diese vergrünten Halszellen wuchsen zu Adventivsprossen aus, welche meistens sofort zur Antheridienbildung schritten. Göbel betrachtet dies als eine Alterserscheinung.

Bei jungen kräftigen Prothallien zieht das Meristem alle Baustoffe an sich und verteilt diese sozusagen über die verschiedenen Organ-

primordien. Bei den älteren Prothallien ist das Meristem geschwächt, die Arbeitsteilung der Zellen weniger ausgesprochen, so daß Zellen, welche sonst andere Funktionen haben, jetzt wieder vegetativ werden können.

Wenden wir uns jetzt dem Genus

Schizaea

zu. Es sind dies kleine Farne, welche zumal in den Tropen und mit Vorliebe in schattenreichen Wäldern vorkommen. So bildeten die *Bambusa*-Wälder um die Irrenanstalt in Buitenzorg herum eine für Beamte und Besucher des Botanischen Gartens leicht erreichbare Fundstelle.

Bei vielen *Schizaeen* sind die Blätter typisch dichotom verzweigt.

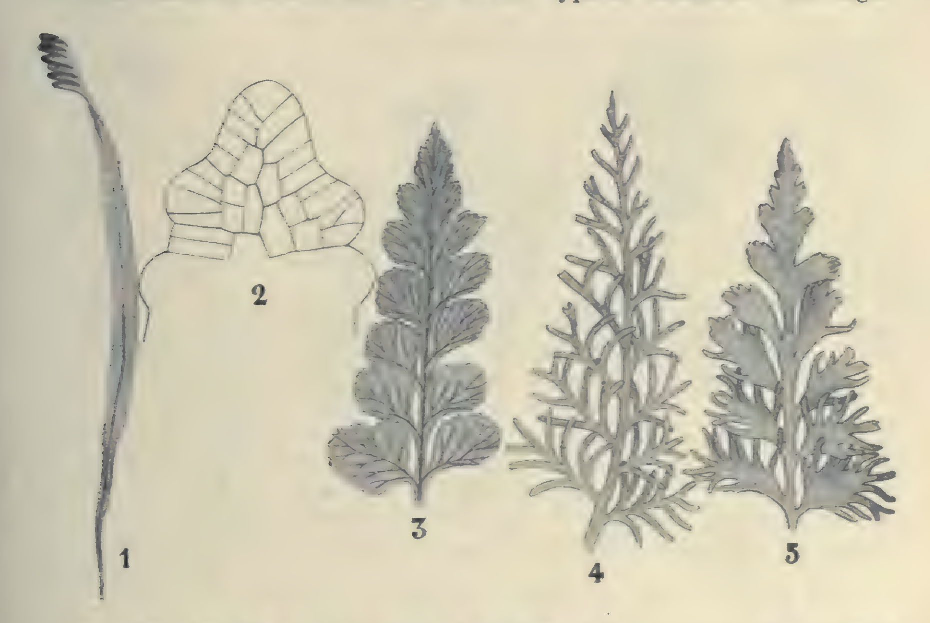


Fig. 413. 1 Schizaea rupestris, Sporophyll. 2 S. rupestris, Sporophyllspitze in Flächenansicht, die laterale Anlage der fertilen Fiedern zeigend. 3—5 Asplenium dimorphum. 3 Steriler, 4 fertiler Blattfieder. 5 Uebergangsform.

Bei den *Schizaeen* scheint es besonders deutlich zu sein, daß die sporangientragenden Blattabschnitte Neubildungen sind. Nehmen wir als Beispiel die australische, von Göbel untersuchte *Schizaea rupestris*.

Das sterile Blatt ist hier langgestreckt, linear und besitzt nur einen Mittelnerven; es wächst mittels einer zweischneidigen Scheitelzelle und ist ganz unverzweigt.

Das fertile Blatt hingegen besitzt an seiner Spitze eine Anzahl von Fiedern (Fig. 413, 1), welche je 2 Reihen von Sporangien tragen, und auch die Blattspitze selber wird fertil. Aus der Entwickelung geht hervor, daß diese fertilen Blattteile marginal, als Aussprossungen des Blattrandes unterhalb der weiterwachsenden Blattspitze entstehen (Fig. 413, 2). Alsbald bildet sich nämlich in einigen Segmenten eine zweischneidige Scheitelzelle aus, und der Sorophor entwickelt sich genau in derselben Weise wie ein Blatt. Das Ganze erinnert sehr an einen abgeflachten, sich verzweigenden Stengel.

Während es nun scheint, als wären diese Sorophore Neubildungen, meint GÖBEL, daß wir es hier bloß mit einem Fall zu tun haben, in welchem das Sporophyll mehr gegliedert ist als das gewöhnliche Blatt, wie wir das so oft bei Farnen sehen. Als einen Parallelfall erwähnt er eine *Polypodiacee*, *Asplenium dimorphum* (Fig. 413, 3—5). Bei dieser ist das sterile Blatt sehr verschieden vom fertilen, beim ersteren sind die Fiedern zweiter Ordnung breit, am Rande nur gekerbt, beim letzteren fiederschnittig geteilt, mit schmalen Zipfeln dritter Ordnung. Zwar liegt bei *Asplenium dimorphum* auch im sterilen Blatte an der Spitze eines jeden Nerven ein Vegetationspunkt, der sich nur bei den fertilen Blättern weiter entwickelt, und diese fehlen bei den sterilen Blättern von *Schizaea*.



Fig. 414. 1 Schizaea dichotoma. 3 S. flabellum. 4 S. trilateralis, nach Originalen des Leidener Herbariums. 2 Sporangien. 5 Weibliches, 6 männliches Prothallium von S. pusilla, nach BRITTON und TAYLOR.

Aber wir können ebensogut sagen, daß sie bei *Schizaea* ebenfalls, jedoch rudimentär vorhanden sind und sich erst zeigen, wenn das Blatt fertil wird.

Schizaea ist also nur ein spezieller Fall der Regel, daß bei den Farnen die Sporophylle meistens mehr gegliedert sind als die sterilen Blätter, und bei *Lygodium* und *Aneimia* haben wir dasselbe, während hingegen bei *Mohria* Sporophylle und vegetative Blätter so ziemlich formgleich sind. Ja bei diesem Genus können sogar die Laubblätter stärker gegliedert sein als die Sporophylle.

Während *Schizaea rupestris* nun in sterilem Zustande ungeteilte Blätter hat, gibt es viele andere mit geteilten Blättern.

So sind z. B. die sterilen Blätter obenstehender *S. dichotoma* geteilt, aber auch sie bilden stets noch spezielle Fiedern für die Sporangien. Auch die Sporangien selber entstehen marginal, sie sind im Gegensatz zu denen von *Lygodium* ungestielt, haben kein Indusium und werden

erst, nachdem sie auf die Unterseite der Fiedern verschoben sind, vom umgebogenen Blattrande einigermaßen geschützt. Was die

Anatomie

betrifft, so steht *Schizaea* auf einer höheren Entwickelungsstufe als *Lygodium*. Während nämlich *Lygodium* in seinem Rhizom eine Haplostele hat, hat *Schizaea* eine Siphonostele, welche jedoch nicht amphiphloisch ist und auch keine innere Endodermis hat. Wenigstens läuft sie nur lokal, meistens von den Blattlücken, hinunter. Ueberdies sind noch oft im Marke Tracheiden vorhanden, welche ihren Ursprung aus einer Haplostele verraten.

Die Prothallien

von *Schizaea pusilla* (Fig. 414, 5, 6) sind von E. G. BRITTON und A. TAYLOR (The Life-History of Schizaea pusilla, Bull. Tor. Bot. Club. **28**, p. 1—19, pls. 1—6, 1901) beschrieben worden. Diese Zeitschrift ist mir leider nicht zugänglich, ich muß mich also auf das beschränken, was CHAMBERLAIN in seinem Referat in der Bot. Gaz., 1901, S. 363 darüber sagt. Die x-Generation besteht aus zahlreichen, aufrechten, verzweigten Filamenten, welche sehr an das Protonema eines Mooses erinnern. Diese bleiben bestehen, bis die junge 2x-Generation bedeutende Dimensionen erreicht hat. Die Archegonien sind nicht eingesenkt, sondern ganz frei und erinnern an die gewisser Lebermoose. Sie entstehen aus einer Oberflächenzelle, welche zu einem dreizelligen Fädchen auswächst. Die Scheitelzelle dieses Fädchens bildet den Hals, welcher aus 4 Etagen von Zellen besteht, deren jede aus 4 Zellen aufgebaut ist.

Aus der mittleren Zelle entsteht die Zentralzelle, welche die Halskanalzelle, die Bauchkanalzelle und die Eizelle bildet, während aus der unteren Zelle der Bauch des Archegons hervorgeht. Die Antheridienentwickelung wurde weniger genau studiert. Nach der von CAMPBELL entliehenen Fig. 414, 6 scheinen die Antheridien auf kurzen Antheridiophoren zu stehen.

In den Annals of Botany, Vol. XVI, 1902, p. 165 beschreibt THOMAS, leider ohne Figuren, unter dem Titel „An Alga-like Fernprothallium“, das Prothallium der australischen *Schizaea bifida*.

Bei dieser Art stehen, so wie bei *S. pusilla*, die Archegonien und die Antheridien auf den Filamenten selber, und es fehlen also die massiveren Gametangiophore von *Trichomanes*. Der Umstand, daß das Prothallium von *Schizaea* filamentös ist, ist interessant, weil diese Pflanzen an trocknen Standorten wachsen, und man also keinen Grund hat, wie im Falle von *Trichomanes*, an die Möglichkeit einer sekundären Anpassung an besonders feuchte Standorte zu denken.

Wahrscheinlich ist das *Schizaea*-Prothallium als die primitive Form der Farnprothallien aufzufassen, und die Prothallien der *Polypodiaceen* z. B., wie wir schon früher auseinandersetzten, sind als dominierend gewordene Gametangiophoren zu betrachten.

Werfen wir nun noch einen Blick auf die Gattung

Mohria.

Der einzige Repräsentant dieser Gattung ist ein krautiger Farn, dessen Rhizom eine Dictyostele enthält und dessen Blätter in mehreren Reihen inseriert sind. Sie hat den Habitus gewisser *Cheilanthes*-Arten.

Die fertilen Blätter sind von den sterilen kaum verschieden, meistens sind die sterilen sogar feiner zerteilt als die fertilen.

Die Sporangien besitzen kein Indusium, sie stehen in zwei Zeilen entlang des Nerven des betreffenden Segments und werden vom eingerollten Blattrande (Fig. 415, 2) geschützt. Die Prothallien von *Mohria* sind von Bauke und von Heim untersucht worden.

Der Keimfaden verwandelt sich alsbald in eine breit-spatelförmige Zellplatte, an welcher zwar bisweilen eine keilförmige Zelle, welche einer Scheitelzelle ähnelt, zu sehen ist, die aber nicht mittels dieser, sondern



Fig. 415. 1 Mohria achilleifolia, Original. 2, 3 M. caffrorum. 2 Fertile Fieder, nach Diels. 3 Habitus, Original nach einem Exemplare aus dem Leidener Reichsherbarium.

mittels eines seitlich gelegenen Meristems wächst, so daß es sich beim weiteren Wachstum in einer zur Längsachse des Keimfadens schiefen Richtung nach vorn ausbreitet. Später wird das Prothallium unregelmäßig herzförmig, die Einbuchtung liegt dann in der Scheitelregion; später entsteht bisweilen ein dritter Lappen zwischen den beiden anderen.

Die Antheridien entstehen seitlich am Meristem und zeigen den gewöhnlichen *Polypodiaceen*-Typus, so daß ihre Kappenzelle bei der Oeffnung sternförmig zerreißt. In dieser Hinsicht, sowie durch den Besitz einer Dictyostele, steht also *Mohria* entschieden höher als *Lygodium* oder *Schizaea*, da sie aber in beiden Punkten mit *Aneimia* übereinstimmt, wollen wir die Frage ihrer Stellung dort besprechen.

Die *Aneimia*-Arten

unterscheiden sich von *Mohria* durch die viel stärkere Spezialisierung ihrer Sporophylle. Bei diesen ist das Laminargewebe stark reduziert, so daß ährenförmige Sporangienmassen entstehen. Ein schönes Beispiel bietet die abgebildete *Aneimia rotundifolia*. Auch sie sind dictyostel, bei einigen aber ist die Dictyostele reduziert zu einer amphiphloischen Siphonostele.

Bei den höchsten *Schizaeaceen* tritt also eine Stelärform, die Dictyostelie auf, welche für die höheren Farne charakteristisch ist. Es ist hier also gewiß am Platze zu erörtern, wie Dictyostelie entstehen kann; ich kann dies wieder an der Hand von TANSLEYS Lectures tun.



Fig. 416. 1 Aneimia rotundifolia, Original nach einem Exemplar aus Kew-Gardens. 2, 5 A. Phyllitidis Sw., nach PRANTL, TANSLEY und DIELS. 2 Seitenansicht eines jungen fertilen Segments. 3 Fertiles Segment von der Unterseite. 4 Diagramm der ausgebreiteten Stele, von oben gesehen. 5 Querschnitt durch die Stele. 1—3 Blattbündel, c_1 c_2 kaulinäre Stränge. 6 Prothallium von Aneimia spec., nach BAUKE.

TANSLEY betont, daß man Dictyostelie leicht von Siphonostelie, speziell von amphiphloischer Siphonostelie ableiten kann.

Sobald nämlich zwei sukzessive Blattlücken sich übergipfeln, sei es dadurch, daß die Blätter dicht gedrängt, d. h. also sich sehr nahe stehen, sei es dadurch, daß jede Blattlücke sich verlängert, bis sie das Ende der nächsten Blattlücke passiert, muß Dictyostelie entstehen, d. h. ein amphiphloischer Hohlzylinder, bei welchem wenigstens gewisse Querschnitte zwei oder mehr Blattlücken zeigen.

Die einfachsten Formen einer solchen Siphonostele sind nur wenig verschieden von einer dorsiventralen amphiphloischen Siphonostele mit dicht gedrängten Blättern, wie ein Vergleich der noch siphonostelen *Notochlaena Marantae* (Fig. 417, 1) mit der dictyostelen *Pellaea rotundifolia* (Fig. 417, 2) zeigt.

Bei den mehr ausgesprochen dictyostelen Farnen wird die Struktur viel komplizierter, aber stets lassen sie sich in ähnlicher Weise von amphiphloischen Siphonostelen ableiten, und oft geht dies direkt aus der Ontogenie hervor.

Zweifellos aber sind nicht alle Lücken in der Stele der höheren dictyostelen Farne Blattlücken, es gibt auch durchlöcherte amphiphloische Siphonostelen, welche aber auf Reduktionserscheinungen beruhen, und diese Löcher werden wohl besser mit TANSLEY als Perforationen bezeichnet.

Wir können uns vorstellen, daß diese Zustände durch die Nichtausbildung von trachealen Elementen entstehen an Stellen, wo sie aus irgendeinem Grunde überflüssig sind, aber über die Bedingungen ihrer Bildung wissen wir noch nichts.

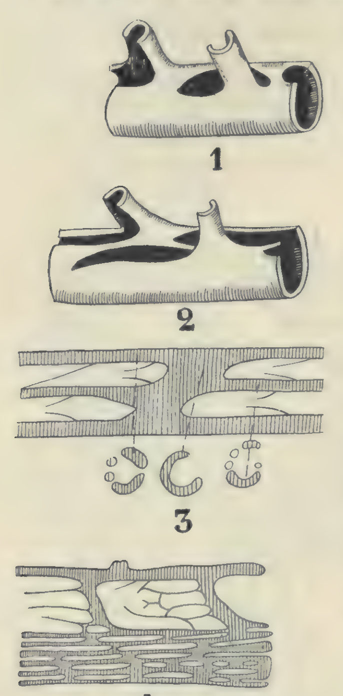


Fig. 417. Entwickelung der Dictyostelie, nach TANSLEY. 1 Notochlaena Marantae, die Blattlücken übergipfeln einander nicht. 2 Pellaea rotundifolia. Jede Blattlücke ist nach vorn verlängert, so daß sie die nächste übergipfelt. 3, 4 Diagramme von verhältnismäßig einfachen dorsiventralen Stelen, nach METTENIUS. 3 Asplenium obtusifolium, das Gefäßbündelsystem ist longitudinal in der ventralen Mittellinie durchschnitten und ausgebreitet, so daß die beiden Hälften der ventralen Meristele oben und unten in der Figur liegen, drei Querschnitte sind gezeichnet durch die in der Figur bezeichneten Stellen. 4 Platycerium alcicorne, die Hälfte des Gefäßbündelsystems von der Seite gesehen, die ventrale Meristele ist perforiert und bildet ein Netzwerk.

An die *Schizaeaceen* werden wohl am besten die *Marsiliaceen* angeschlossen.

Vierzigste Vorlesung.

Die Polyciliaten.

III. Die Filicales.

c) Die Leptosporangiaten. IV.

Nachdem wir von CAMPBELL und GÖBEL auf den Umstand aufmerksam gemacht worden sind, daß bei den

Marsiliaceen

die Sorophoren, hier Sporocarpien genannt, so wie bei den *Schizaeaceen* marginal entstehen, ist es wohl am besten, die *Marsiliaceen* an die *Schizaeaceen* anzuschließen. Die *Marsiliaceen* sind jedoch durch die verschiedensten Anpassungen, speziell durch Ausbildung von Schutzmitteln für die Sporangien und durch Bildung von Heterosporie stark abgeleitet.

Während die *Marsiliaceen* im allgemeinen keine Spur eines Annulus mehr aufweisen, fand CAMPBELL (Affinities of the Ophioglossaceae and Marsiliaceae, American Naturalist, 38, 1904, p. 761—775) bei *Pilularia americana* Spuren eines fast apikalen Ringes, wie bei den *Schizaeaceen*.

Betrachten wir nun die in der Tat von den *Schizaeaceen* sehr verschiedene Familie, und beschränken wir uns dabei zunächst auf eine Beschreibung der erwachsenen x-Generationen.

Die Familie enthält bloß 2 Genera, *Marsilia* und *Pilularia*. Von diesen ist

Marsilia

gewiß die am wenigsten abgeleitete; besprechen wir sie also zunächst.

Die *Marsilien* umfassen etwa 50 Arten, von denen einige eine sehr große Verbreitung aufweisen. So kommt *M. quadrifolia* in Europa, Asien und Nordamerika vor.

Es sind Moor- oder Wasserpflanzen, welche aber stets im Boden wurzeln.

Der kriechende Stengel, das Rhizom (Fig. 418, 1), trägt an seiner Oberseite zwei Reihen alternierender Blätter, während aus seiner Unterseite zwei Reihen von Wurzeln entspringen.

Unter jedem Blatt entsteht eine Seitenknospe; diese werden an der ventralen Seite des mittels einer tetraedrischen Scheitelzelle wachsenden Vegetationspunktes angelegt. Im Rhizom finden wir eine amphiphloische

Siphonostele. Im Marke ist oft ein zentraler Stereomstrang vorhanden. Die Blätter sind gestielt und vierfiederig, wenigstens die Luftblätter, denn die Keimung lehrt, daß bei *Marsilia* 4 Arten von Blättern auftreten, nämlich 1) der Kotyledon, 2) untergetauchte Primärblätter mit einfacher Lamina und Spaltöffnungen an der Oberseite, 3) Schwimmblätter (Fig. 418, 2), deren Laminae sich auf der Oberfläche des Wassers ausbreiten und auch ausschließlich an der Oberseite Stomata bilden, 4) Luft- oder Landblätter (Fig. 418, 1), welche sich oberhalb des Wassers entwickeln und beiderseits Stomata bilden. Meistens können nur letztere fertil werden.

Die Lamina der Landblätter ist meistens etwas kleiner als die der Schwimmblätter, der Stiel hingegen ist fester, wodurch die Lamina emporgehoben wird.



Fig. 418. Marsilia Drummondii. 1 Fertile, 2 Wasserform. Original nach Exemplaren des Leidener Herbariums.

Eine weitere Eigentümlichkeit, welche nur den Landblättern eigen ist, ist ihr periodischer Schlaf, während dessen die Blätter in die Knospenlage zurücktreten; jeden Abend schließen sie sich, um sich morgens wieder zu öffnen. Bringt man eine *Marsilia* mit Landblättern unter Wasser, so sterben diese ab und werden sehr bald, bei einem Versuche Brauns innerhalb 14 Tagen, durch Schwimmblätter ersetzt.

Während unsere europäische *M. quadrifolia* wenigstens einmal im Jahre vom Wasser bedeckt werden muß, um es zu voller Entwickelung, zumal zur Fruktifikation zu bringen, ist das für die australische *M. hirsuta* nicht nötig; diese kann ganz trocken kultiviert werden, und wenn auch die oberirdischen Teile bei völliger Wasserenthaltung absterben, so zeigt Begießung einer solchen Trockenkultur, daß die Pflanzen am Leben geblieben sind, indem sie sofort wieder Blätter bilden.

Sie haben die Trockenzeit überstanden mittels eigentümlicher, in der Weise der Rhizome von *Corallorhiza* korallenartig verzweigter Seitenzweige des Rhizoms von fleischiger Konsistenz. Diese Seitenzweige tragen an ihrer Oberseite zwei Reihen flach-kegelförmiger Blattrudimente.

Diese knolligen Ruheknospen setzen die Pflanze in den Stand, den in ihrem Vaterlande oft sehr langen Trockenperioden erfolgreich zu widerstehen.

An einer fruktifizierenden *Marsilia* finden wir in der Nähe des Rhizoms mehr oder weniger bohnenförmige, bilateral symmetrische „Früchte", die sogenannten Sporocarpien.

Sie entspringen einzeln oder zu mehreren dem Stiel des Luftblattes in der Nähe von dessen Basis.

Bei *Marsilia quadrifolia* (Fig. 419, I) stehen sie meistens in Paaren, und bei dieser vereinigen sich die Sporocarpstiele an deren Basis; bisweilen wird nur ein Sporocarp gebildet oder es bilden sich 2 mit vollkommen freien Stielen oder seltener 3 oder 4 meistens mit gemeinsamem Stiele.

Ueber die reife Kapsel verläuft an der Rückenseite der Stiel und bildet links und rechts Seitennerven, welche, sich gabelnd, nach der Bauchseite verlaufen (Fig. 420, 1—3).



Fig. 419. I. (links) Marsilia quadrifolia. II. (rechts) M. polycarpa, nach Exemplaren des Leidener Reichsherbariums.

Innerhalb der Sporenkapsel befinden sich zwei Reihen von Höhlungen (Fig. 420, 5, 6), welche von der Bauchseite nach der Rückenseite verlaufen, und in einer jeden dieser Höhlungen befindet sich an der der Seitenwand des Sporocarps zugewendeten Seite eine in die Höhlung hineinragende Rippe, welche an ihrer Innenseite Makrosporangien, an ihren Flanken Mikrosporangien trägt.

Das Gewebe im Innern der Sporenkapsel ist weich und umhüllt jeden Sorus vollkommen; es bildet beim Aufspringen der Kapsel um jeden Sorus herum ein vollkommen geschlossenes Säckchen.

Die reifen Mikrosporangien enthalten je 64 Mikrosporen, während in jedem Makrosporangium nur eine Makrospore vorhanden ist.

Die Oeffnung der Kapsel geschieht in sehr eigenartiger Weise; es war zumal Hanstein, der die Details beschrieb.

Verwundet man die steinharte Fruchtschale ein wenig an der Bauchseite und legt sie darauf in Wasser, so dringt dieses in die Frucht ein und verursacht die Aufschwellung des weichen Gewebes, das die Soral-

höhlungen umgibt. Infolgedessen öffnet sich das Sporocarp mittels eines Risses an der Bauchseite zweiklappig. An der Bauchseite des Sporocarps befand sich nun ein bestimmter Gewebsstrang, der sehr stark quellfähig ist, als hyaliner Wulst hinaustritt (Fig. 420, 11) und die weniger quellungsfähigen Soralsäckchen mit herauszieht.

Infolge der Streckung dieses Wulstes oder Gallertringes werden die Soralhöckerchen an ihrer Rückenseite abgerissen und ganz aus der Frucht herausgezogen. Meistens zerreißt schließlich auch der Wulst an einem Punkte, streckt sich und trägt nun die noch stets geschlossenen Soralsäckchen in zwei Reihen. Während diese Soralsäckchen im Sporocarp dicht gedrängt standen, sind sie jetzt ziemlich weit voneinander entfernt.

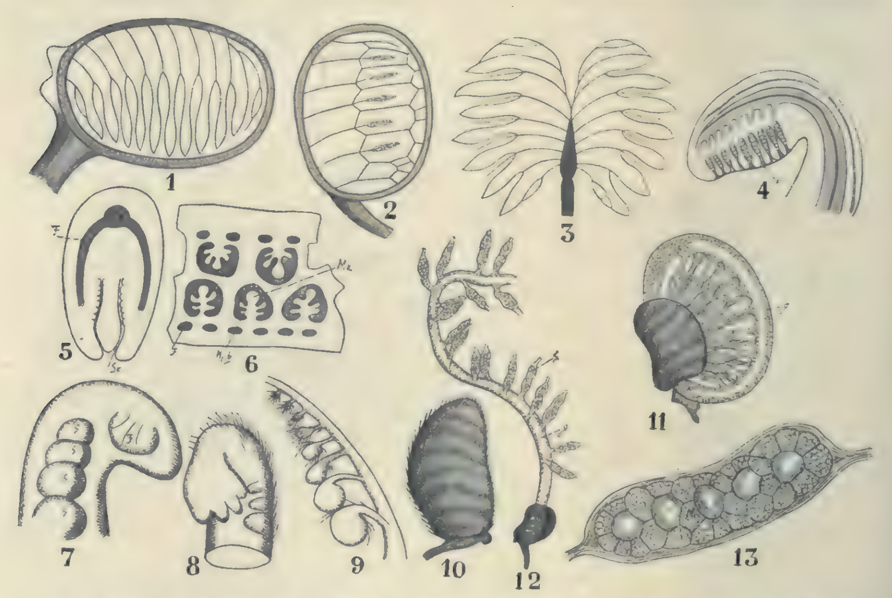


Fig. 420. Marsilia-Sporangien und deren Entwickelung. 1—3 Verlauf der Seitenadern der Frucht. 4 Medianer Längsschnitt einer sehr jungen Frucht. 5 Querschnitt einer solchen. 6 Teil eines Längsschnittes senkrecht auf Fig. 4. Ma Makrosporangien, Mi Mikrosporangien, Sk die Ausfuhrkanäle der Sori, F Gefäßbündel. 7—9 Marsilia polycarpa, nach GÖBEL. 7 Junges Sporophyll von der Seite, F Anlage eines Fiederblättchens, S junge Sporocarpien. 8 Junges Sporophyll von oben. 9 Unterer Teil eines Sporophylls mit 8 Sporocarpien. 10—13 M. Salvatrix, nach GÖBEL. 10 Frucht. 11 Eine in Wasser aufgesprungene Frucht läßt einen Gallertring hervorkommen. 12 Der Gallertring G ist zerrissen und ausgestreckt. Sr die Sorusfächer. 13 Ein Fach mit seinem Sorus aus einer reifen Frucht. Ma Makrosporangien, Mi Mikrosporangien.

Diese Vorgänge spielen sich innerhalb einiger Stunden ab und sind noch an sehr altem Herbarmaterial, ja sogar an Alkoholmaterial zu demonstrieren, denn infolge der sehr dicken Sporocarpwand stirbt das innere Gewebe nicht, wenn die Wand nur nicht verletzt ist, sogar nicht nach vierjährigem Aufenthalt in Alkohol.

Schließlich verschleimen auch die Dorsalsäckchen, wodurch die Sporen frei werden, keimen und sich so schnell entwickeln, daß schon innerhalb 12—18 Stunden nach dem Eindringen des Wassers in das Sporocarp, die Befruchtung stattfindet.

Was sind nun diese Sporocarpien für Dinge?

Sie entstehen so wie die Sorophore der *Schizaeaceen* lateral am Blatte und sind als solche Sorophore zu betrachten, welche um deren Mittelnerven herum umgebogen und deren Ränder zu einer Bauchnaht verwachsen sind. Das geht sehr schön aus GÖBELS Untersuchungen an *Marsilia polycarpa* hervor (Fig. 420, 7; Fig. 420, 8). Sie entstehen dort an jenem Teile des Blattprimordiums, welches später zum Stiel werden wird, in einem Momente, wo die Blattlamina noch nicht gebildet ist, und zwar wie bei den *Schizaeaceen* marginal, mit dem Unterschied, daß sie nicht beiderseitig, sondern einseitig gebildet werden, also unilateral stehen.

Die Entwickelung der Sporocarpien

selber ist sehr sorgfältig von JOHNSON bei *Marsilia quadrifolia* untersucht worden (JOHNSON, On the development of the leaf and sporocarp

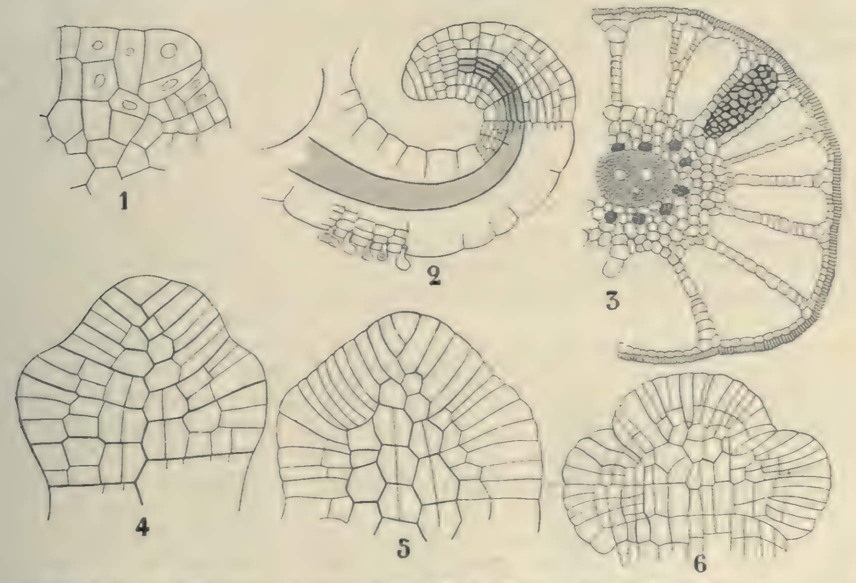


Fig. 421. Marsilia. 1 Querschnitt des Stammes, die Scheitelzelle eines jungen Blattes zeigend. 2 Längsschnitt eines jungen Blattes, welches sein Scheitelwachstum fast beendet hat. 3 Querschnitt durch einen fast reifen Petiolus. 4 Horizontalschnitt durch die Spitze eines Blattes, die ersten Anlagen der Fiedern zeigend, nach JOHNSON. 5, 6 Entwickelung des Blattes von M. Drummondii, nach HANSTEIN.

in Marsilia quadrifolia L., Ann. of Botany, Vol. XII, 1899, p. 119). Bevor wir zur Besprechung schreiten, wollen wir ebenfalls an der Hand JOHNSONS die Entwickelung des Blattes verfolgen.

Die Blätter entstehen in zwei Reihen, je eine an jeder Seite der Mediane auf der dorsalen Seite des Rhizoms. Jedes Blatt entsteht aus einer typisch zweischneidigen Scheitelzelle, welche aus einem der dorsolateralen Segmente von der tetraedrischen Scheitelzelle des Stengels hervorgeht (Fig. 421, 1). Diese Blattscheitelzelle schneidet abwechselnd links und rechts Segmente ab und baut so das junge Blatt auf, dessen adaxiale Seite dem Stammscheitel zugekehrt ist. Nachdem 15 oder 16 Segmentpaare gebildet worden sind, hört die Funktion der Scheitelzelle auf (Fig. 421, 2), wahrscheinlich infolge des Auftretens einer periklinen Wand, wie diese nach SADEBECK, KNY und BOWER auch bei anderen

Leptosporangiaten gebildet wird. Das junge Blatt ist dann etwa 1 mm lang und 0,15 mm im Querschnitt nahe der Basis. Es ist ein schlank konisches Organ, das oberwärts über der Stammspitze eingerollt ist. Auf dem Querschnitt ist es bis zum Anfang der Bildung der Fiedern fast kreisrund. Durch weitere Teilungen und Differenzierungen, deren Details bei JOHNSON nachgesehen werden mögen, entstehen schließlich im Petiolus große intercelluläre Kanäle (Fig. 421, 3), welche hier und da von Querwänden unterbrochen sind.

Die Entwickelung der Lamina fängt damit an, daß das 10. und 11. oder 11. und 12. Segment, kurz bevor die Scheitelzelle inaktiv wird, zur Bildung des ersten Fiederpaares jederseits lateral und ventral auszuwachsen anfangen (Fig. 421, 4). Bald nach Einstellung des Scheitelwachstums wachsen die Segmente oberhalb des ersten Fiederpaares in ähnlicher Weise aus zur Bildung des terminalen Fiederpaares (Fig. 421, 5—6). Die Entstehung und das Wachstum dieser Fiedern ist die Folge anhaltender Aktivität von Marginalzellen. Vom axialen Blattbündel des Petiolus wird ein Zweig an jede Fieder abgegeben. Er verzweigt sich darin wieder und bildet die anastomosierende, für das *Marsilia*-Blatt charakteristische Nervatur.

Fig. 422. **Marsilia.** 1 Querschnitt des Petiolus, den Ursprung des Sporocarps zeigend. 2 Querschnitt einer Frucht beim Anfang der Bildung des Soruskanals Sk, Fm_1 Mutterzelle des Sporocarps, Mc_7 Marginalzellen des siebenten Grades. 3 Querschnitt eines Stammes und eines jungen Blattes mit zwei Sporocarpien, alle drei fast parallel zu dem Stengel verlaufend. S Stengel, L Blatt, F_1 F_2 Sporocarpien. 4 Ein junges Sporocarp auf einem Petiolus, die Kapsel gegen ihren Stiel gebogen zeigend. P Petiolus, K Kapsel, Ks Kapselstiel. 1—4 nach JOHNSON. 5 **Marsilia polycarpa**, nach GÖBEL. Sehr junges Sporocarp von der Oberseite. x, x_1 Mutterzellen der Sori, die, aus Randzellen hervorgehend, hier schon etwas nach der Oberseite verschoben erscheinen. St Stiel.

Das junge Sporocarp entsteht nun am jungen fertilen Blatt, wenn dieses erst 6 oder 7 Segmentpaare zählt, und also lange vor Anlage der Fiedern.

Es entsteht aus einer in einer der Marginalzellen an der Innenseite des Blattstieles gebildeten Scheitelzelle (Fig. 422, 1). Das Sporocarp

entsteht also genau in derselben Weise wie ein Sorophor bei den *Schizaeaceen.*

Die Scheitelzelle des so entstandenen Sporocarps schneidet nun rechts und links Segmente ab, bis deren ungefähr 23 Paare gebildet worden sind.

Dadurch entsteht eine einem jungen Blattprimordium recht ähnliche Papille. Diese Papille biegt sich alsbald rechteckig um, bald wird die Krümmung noch stärker, und schließlich liegt die Spitze der Papille, welche das eigentliche Sporocarp werden wird, mit ihrer Ventralseite dem Petiolus angedrückt.

Die Kapsel ist in diesem Stadium etwa 1 mm groß (Fig. 422, 4) und hat schon angefangen Sori zu bilden.

Eine bischofstabähnliche Krümmung, wie die jungen Blätter dies zeigen, kommt nicht vor.

Wenn ein zweites Sporocarp gebildet wird, entsteht dies gewöhnlich aus einer Marginalzelle des 2. oder 3. Segmentes des ersten Sporocarp-Primordiums.

Der Stiel differenziert sich nicht so stark wie der Blattstiel, hat bloß sehr enge Luftkanäle und ist dadurch fester und massiver.

Die Kapsel, das eigentliche Sporocarp,

entsteht aus den 17 oder 18 oberen Segmenten des Sporocarp-Primordiums. Die Gewebedifferenzierung findet zunächst in derselben Weise wie im Stiel statt, und das dorsal gelegene Gefäßbündel ist eine Fortsetzung des axialen Bündels des Stieles.

Die äußere Zellschicht teilt sich so wie beim Blatte in eine einschichtige Epidermis mit Spaltöffnungen und bald abfallenden Haaren und eine Hypodermis, welche sich aber anders als im Blatte verhält. Sie teilt sich nämlich transversal und bildet die beiden Schichten verdickter Zellen, welche die Wand der reifen Kapsel bilden.

Das weiter nach innen gelegene Gewebe bildet verschiedene Schichten locker zusammengefügter Zellen zwischen Gefäßbündel und Hypodermis, und zwischen diesen und der Hypodermis werden, meistens nur an der Dorsalseite, zahlreiche Luftkanäle gebildet, welche, so wie im Petiolus, durch Querwände unterbrochen werden.

Das junge Sporocarp bildet nun an seiner Oberfläche die Sori. Das ist zumal bei *Marsilia polycarpa* (Fig. 422, 5) deutlich, aber diese Sori werden später durch Wucherung des anliegenden Gewebes in Gruben versenkt. Sie entstehen marginal (Fig. 422, 5), genau so wie bei den *Schizaeaceen.*

Wie diese Wucherungen, durch welche die Sori in Höhlungen zu liegen kommen, entstehen, geht klar aus Johnsons Figuren hervor.

Macht man einen Querschnitt durch ein junges Sporocarp, so sehen wir, daß jede seiner Etagen durch eine mediane Wand (MW Fig. 423, 2) in zwei Hälften zerlegt wird, und da jede dieser Hälften sich in ähnlicher Weise entwickelt, wird die Kapsel bilateral symmetrisch.

In jeder Hälfte tritt zunächst (vergl. Fig. 423, 2) eine Wand 1 auf, welche das Sporocarp in Quadranten zerlegt, von diesen bleiben die unteren steril und interessieren uns also vorläufig nicht weiter; die oberen werden fertil.

Aus einer Oberflächenzelle entwickelt sich die Placenta, welche später den Sorus bildet. Die unter dieser Oberflächenzelle gelegenen Zellen

wachsen zu einer Anzahl von Zipfeln aus, welche kongenital seitlich verwachsen und so die Wände der Kapsel bilden. Das scheint mir wenigstens die plausibelste Erklärung.

Das Sporocarp ist also vergleichbar einem *Schizaea*-Sorophor, der sich in einen Stiel und einen gelappten oberen Teil differenziert hat, und von welchem die Lappen aufwärts umgebogen und sowohl apikal wie lateral miteinander verwachsen sind.

Die Ontogenie ist aber so stark abgekürzt, daß freie Lappen in keinem Stadium der Entwickelung auftreten (vergl. Fig. 422, 4—6).

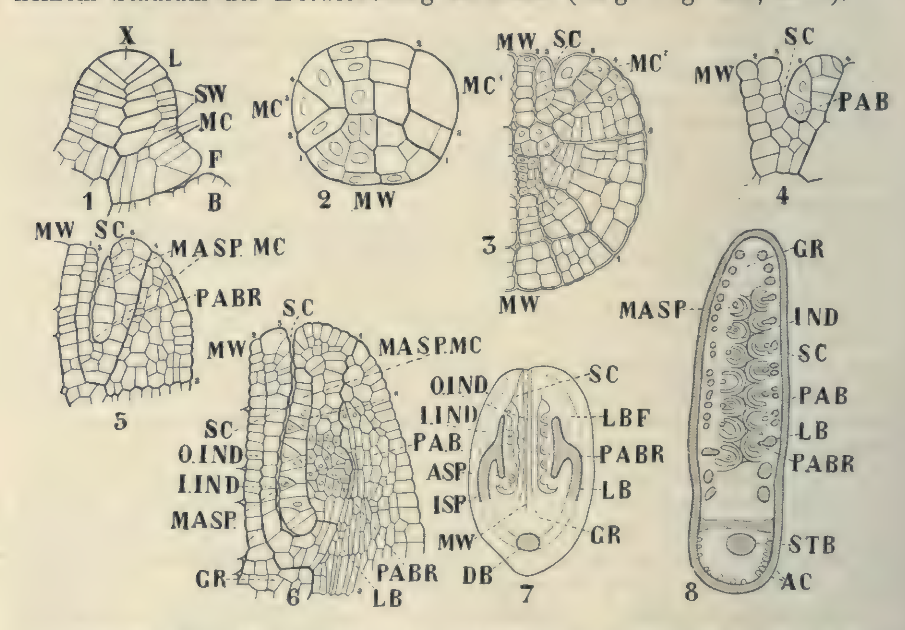


Fig. 423. Marsilia quadrifolia, nach JOHNSON. 1 Junges Blatt. F die Mutterzelle resp. Scheitelzelle des Sporocarps, X die Scheitelzelle des Blattes, MC und SW Teilungen in den Segmenten der Blattscheitelzelle. 2 Querschnitt durch ein junges Sporocarp, dessen Randzellenwachstum bereits entwickelt ist. MW die mediane Teilungswand, 1—4 die der Reihe nach aufeinanderfolgenden Antiklinen einer jeden Blatthälfte, MC_4 und MC_5 die Marginalzellen. 3 Entwickelung einer Blatthälfte. MC_7 die Mutterzelle des Sorus, die Zellgruppen links von 5 sind die Anlagen des Indusiums, SC erste Anlage des Soruskanals. 4—6 Aufeinanderfolgende Entwickelungsstadien des Sorus resp. des Soruskanales, bei 5 überragen die zwischen 4 und 6 gelegenen Zellgruppen bereits etwas die Sporangiumanlage und bedecken bei 6 die letztere vollständig. 7 Querschnitt durch die beiden Klappen eines jungen Sporocarps. 8 Längsschnitt durch dieselben. AC Luftkanäle, DB Dorsalbündel des Sporocarps, GR Gallertring, I.IND innere Zellenlage des Indusiums, LB seitlicher Zweig eines Dorsalbündels, LBF Ast eines seitlichen Zweiges des Dorsalbündels, MASP Makrosporangien, MASP.MC Makrosporangienmutterzellen, MISP Mikrosporangien, MW mediane Teilungswand (vergl. Fig. 2), O.IND äußere Zellenlage des Indusiums, PAB Placentabündel, PABR Placentaverzweigung, SC Soruskanal, STB das Bündel des Stiels des Sporocarps.

Infolge dieser Lappenbildung kommen die Sori in geschlossene Kanäle zu liegen (Fig. 423, 7). Die Zellen oberhalb der zur Placenta werdenden Oberflächenzelle wachsen zu einem Indusium aus, und die seitlich verschmolzenen Indusien bilden das Gewebe, welches die Soralkanäle an der Innenseite umgibt.

Der Gallertstrang, welcher später die Sori aus der Kapsel hervorzieht, entsteht durch Differenzierung im inneren Gewebe.

Ursprünglich liegen auf der Placenta die Mutterzellen der Makro- und Mikrosporangien nebeneinander, da sie Schwesterzellen sind, alsbald aber wachsen die Makrosporangienanlagen viel schneller, ragen in die Soralhöhle hinein und drängen die Mikrosporangien beiseite, welche dadurch schließlich um 90° gedreht werden (vergl. Fig. 424).

Die Entwickelung der Sporangien ist normal; in den Makrosporangien entsteht schließlich eine Makrospore, in den Mikrosporangien bilden sich 64 Mikrosporen.

Betrachten wir jetzt einmal die

x-Generation.

Ich halte mich dabei an die Schilderung, welche CAMPBELL von *Marsilia vestita* gibt.

Bei dieser Art sind die Makrosporen ellipsoide Zellen von etwa $^3/_8$ bei $^3/_4$ mm Querschnitt, elfenbeinweiß und von einer Schleimschicht umhüllt. Darunter liegt eine dicke Wand, mit Ausnahme an der Spitze, wo sich eine Papille befindet, welche von einer dünnen braunen Membran bedeckt ist.

In dieser Papille befindet sich feinkörniges Plasma und der Nucleus (Fig. 425, 1), und es ist dieses Plasma, welches das Prothallium bildet; der Rest der Spore ist mit Nahrungsplasma voll von Reservesubstanz gefüllt. Auf der Spitze der Papille finden wir die 3 Leisten, welche den tetraedrischen Ursprung der Spore verraten.

Fig. 424. Marsilia quadrifolia, nach JOHNSON. 1 Teil eines Querschnittes einer älteren Kapsel nahe der ventralen Seite. 2 Id., etwas älter. 3 Id., noch etwas älter. 4 Id., noch etwas älter.

Die erste Teilung in der Makrospore (vergl. Fig. 425, 2—6) findet bei *M. vestita* schon 12 Stunden, nachdem die Spore in Wasser gelegt ist, statt. Vorher schon hat das Plasma in der Papille an Umfang zugenommen, und der ursprünglich abgeflachte Nucleus ist kugelig geworden.

Die erste Wand steht meistens transversal und trennt so die Mutterzelle des Prothalliums vom Rest der Makrospore ab. Darauf werden

auf diese Trennungswand nacheinander drei senkrechte periphere Wände gesetzt, welche eine größere innere Zelle von drei flachen Hüllzellen trennen (Fig. 425, 2—6), und darauf wird von der inneren Zelle mittels einer Querwand eine basale Zelle abgeschnitten, oder die basale Zelle wird schon, nachdem die erste oder zweite Hüllzelle gebildet worden ist, angelegt, oder aber die Basalzelle wird, wie bei *Pilularia,* zuerst gebildet, so daß die Hüllzellen auf ihr inseriert sind.

Daraus geht also wohl hervor, daß die Basalzelle und die Hüllzelle, wie Strasburger (Flora, 1907, S. 134) dies ausdrückt, gleichwertig sind.

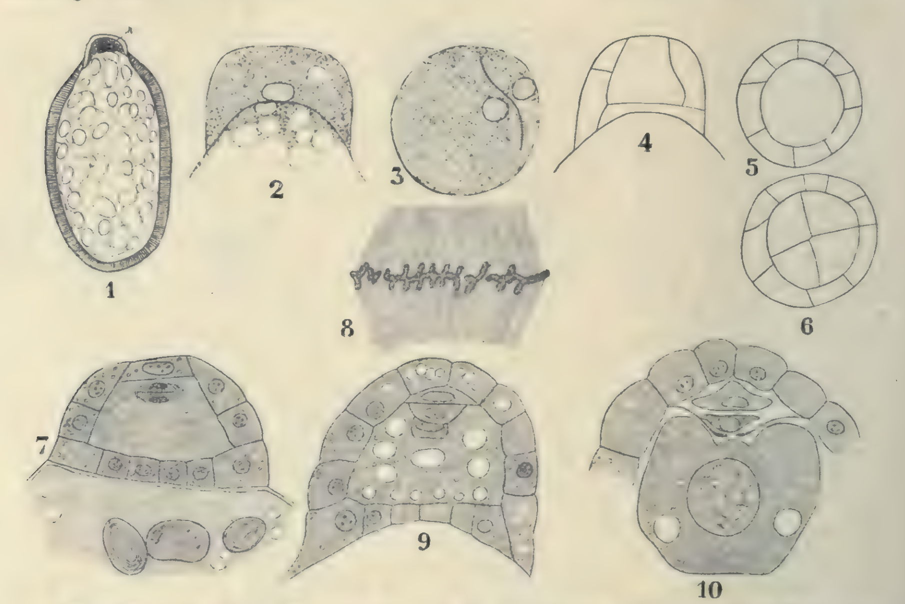


Fig. 425. I. Marsilia vestita, nach Campbell. Keimung der Makrospore. 1 Längsschnitt durch eine reife Makrospore. N Nucleus. 2—6 Nachfolgende Stadien in der Entwickelung des weiblichen Prothalliums und Archegoniums. II. M. Drummondii, nach Strasburger. 7 Medianer Längsschnitt einer Prothalliumanlage, Teilungsschritt zur Anlage der Halskanalzelle. 8 Die Kernspindel für die Anlage der Bauchkanalzelle. 9 Längsschnitt nach Anlage einer zweiten Kanalzelle. 10 Reifes Archegonium, eine Hals- und eine Bauchkanalzelle, die Scheidewand über dem Ei in der Mitte verquollen.

Die Basalzelle wird alsbald in 4 Quadranten zerlegt, welche durch bogenförmige Wände in Oktanten geteilt werden. Auch in den Hüllzellen treten Wände auf, welche sie in übereinander gestellte Etagen zerlegen. Darauf wird von der inneren Zelle eine flache obere Zelle abgeschnitten, welche sich in Quadranten teilt. Einige weitere Teilungen verwandeln die unteren Zellen in eine wenigzellige Gewebsplatte, welche aber einschichtig bleibt.

Dann treten auch perikline Wände in den Hüllzellen auf, wodurch die Hülle an jenen Stellen zweischichtig wird. Auch in den 4 oberen Zellen erscheinen meistens noch Querwände, wodurch 2 Etagen in dem nur schwach hervorragenden Archegonienhalse entstehen.

Aus alledem folgt wohl, daß nur die Zentralzelle und der darüber gelegene Hals als zum Archegonium gehörig aufgefaßt werden müssen,

während die unter und um die Zentralzelle gelegenen Zellen als dem Prothallium angehörig zu betrachten sind. Denn wenn es auch gewisse *Pteridophyten* wie *Botrychium* und bisweilen auch wohl *Marattiales* und *Leptosporangiaten* gibt, bei welchen basale Zellen dem Archegonium angehören, so unterscheiden sich diese doch von *Marsilia* dadurch, daß bei ihnen die Basalzellen erst gebildet werden, nachdem die Halszelle von der inneren Zelle abgeschnitten ist.

Von der Zentralzelle wird meistens noch eine Halskanalzelle abgeschnitten, wonach die Teilung in Bauchkanalzelle und Eizelle erfolgt (Fig. 425, 7, 8). Bisweilen wird auch noch eine zweite Kanalzelle gebildet (Fig. 425, 9), so daß z. B. von STRASBURGER sowohl zwei wie drei Kanalzellen oberhalb des Eies bei *M. Drummondii* angetroffen wurden.

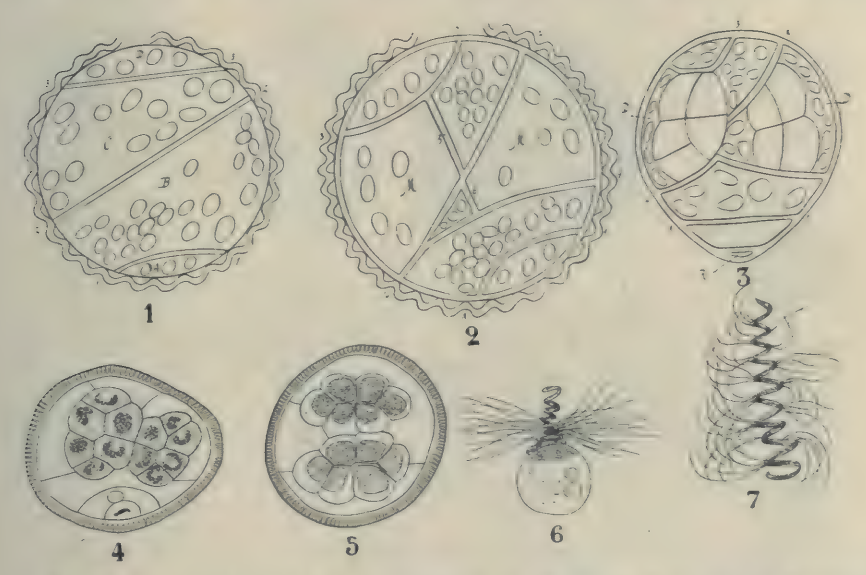


Fig. 426. Marsilia vestita. Entwickelung des Mikroprothalliums und der Spermatozoen, nach BELAJEFF und CAMPBELL.

Bei *M. vestita* fand STRASBURGER nie mehr als eine Halskanalzelle und eine Bauchkanalzelle.

Bei der normal befruchteten *M. vestita* verschleimen Hals- und Bauchkanalzelle, und die Reste werden durch den sich öffnenden Archegoniumhals entfernt. Ueber Apogamie bei *Marsilia* ist das auf S. 391 Gesagte zu vergleichen.

Nach GÖBELS Interpretierung teilt sich die Mikrospore von *Marsilia* zunächst in 3 Prothalliumzellen A, B und C. Von der oberen wird die Zelle D abgeschnitten. D und A bleiben steril. Von A wird später eine kleine Zelle R abgetrennt, welche BELAJEFF als rudimentäres Rhizoid betrachtet. In den Zellen B und C wird durch die Wände 5 und 6 die Antheridiummutterzelle ausgeschnitten, welche sich in die Deckelzelle (Fig. 426, 3, D) und in die Spermatozoidenmutterzelle teilt. Erstere teilt sich nicht weiter, letztere bildet die 16 Spermatozoen.

Wir haben also ein aus 6 sterilen Zellen bestehendes Prothallium mit 2 Antheridien.

Die Entwickelung des Embryos bietet nichts Besonderes. Die Teilungen finden ganz wie bei den *Polypodiaceen* statt. Der Kotyledon ist zylindrisch und hat eine feine, fast farblose Spitze.

Das andere zu den *Marsiliaceen* gehörige Genus ist

Pilularia.

Es wird in unserem Lande durch eine Art, *P. pilulifera,* repräsentiert. Im ganzen sind 6 Arten bekannt, nämlich 2 aus Europa, 2 aus Australien, 1 aus Nordamerika und 1 aus Südamerika. Wir haben also

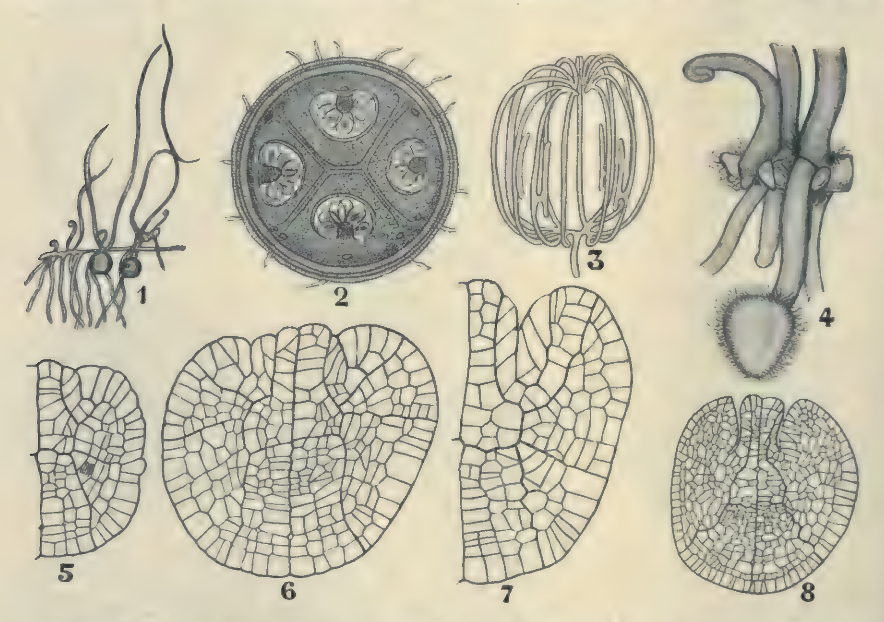


Fig. 427. Pilularia. Entwickelung der Sporocarpien, nach JOHNSON. 1 Teil einer fruchtenden Pflanze von Pilularia americana, nach CAMPBELL. 2 Vierfächeriges Sporocarp von Pilularia globulifera L., nach SACHS. Querschnitt unter der Mitte, wo die Makro- und Mikrosporangien gemischt sind. 3 Gefäßbündelverlauf im Sporocarp von Pilularia globulifera, nach JOHNSON. 4 Pilularia Novae Hollandiae, nach GÖBEL, vorderer Teil einer Pflanze von der Seite mit einem in die Erde eingedrungenem Sporocarp. 5—8 Junge Entwickelungsstadien des Sporocarps von P. globulifera, nach JOHNSON, im Längsschnitt.

auch hier offenbar mit Resten eines ehemals kosmopolitischen Genus zu tun.

Die *Pilularia*-Pflanze besteht aus einem kriechenden Rhizom, das an seiner Oberseite zwei Reihen pfriemenförmiger, in der Jugend eingerollter Blätter trägt und an moorigen Stellen im Boden wurzelt.

Die pillenförmigen Sporocarpien sind kurzgestielt und entspringen der Blattbasis.

Die Wand des reifen Sporocarps ist hart und mehrschichtig. Je nach der Art sind im Sporocarp 2 oder 4 Soralhöhlungen, nämlich 2 bei

P. minuta des Mittelmeers, 4 bei *P. americana*, *P. pilulifera* etc. vorhanden.

Im Stiel des Sporocarps finden wir ein Gefäßbündel, das, wenn es in die eigentliche Kapsel eintritt, sich gabelt und einen Zweig nach rechts, einen nach links in die Kapselwand hineinsendet. Jeder dieser Zweige gabelt sich wieder, so daß im ganzen 4 Hauptzweige entstehen, welche in je eine Rinne der Kapsel eintreten. Ein jeder dieser 4 Hauptzweige liefert 3 Bündel an jeden Sorus. Der mittlere dieser drei bildet einen placentalen Zweig, der sich mit dem Bündel, welches in der Achse der Placenta verläuft, vereinigt. Die 3 Bündel

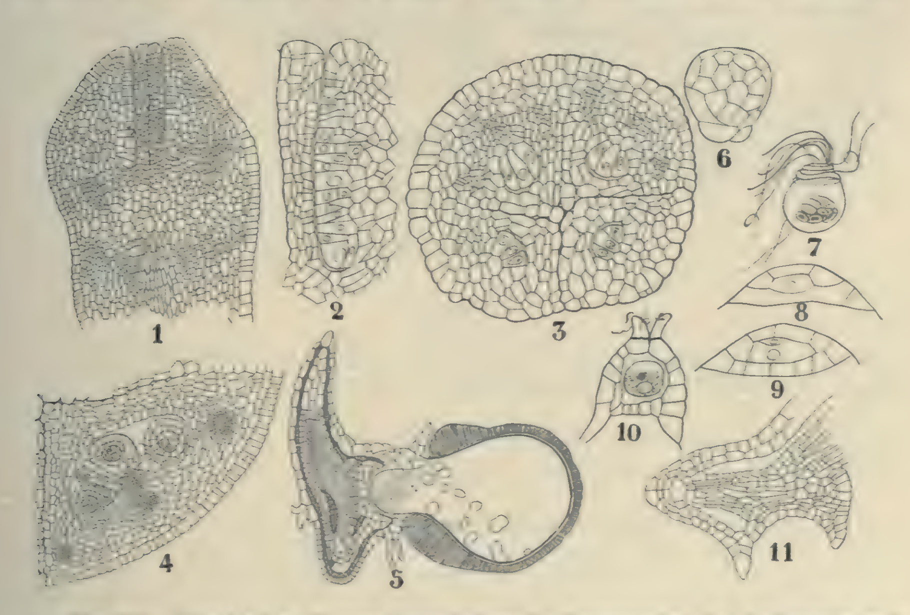


Fig. 428. Pilularia. Weitere Entwickelung der Sporocarpien, der Archegonien und Antheridien. 1—4 Pilularia globulifera, nach JOHNSON. 1, 2 Längsschnitte. 3, 4 Querschnitte. 5 Längsschnitt des jungen Sporophyten von P. globulifera, noch in der Calyptra eingeschlossen (links ragt der Halsteil des Archegons hervor) und in Verbindung mit der Makrospore. 11 Der untere Teil desselben Embryos, links die Scheitelzelle der Wurzel. 6—10 Pilularia globulifera. 6 Reifes Antheridium, unten die beiden vegetativen Prothallienzellen zeigend. 7 Spermatozoon mit Amylumkörnern. 8, 9 Längsschnitte junger Prothallien. 10 Idem eines soeben befruchteten Archegons. 5—11 nach CAMPBELL.

eines jeden Sorus vereinigen sich an der Spitze einer jeden Sporocarpklappe.

Pilularia Novae Hollandiae hat die Eigentümlichkeit, zum Schutz gegen Austrocknung ihre Sporocarpien im Boden zu vergraben.

Die feste Wand des *Pilularia*-Sporocarps besteht so wie die von *Marsilia* aus einer Epidermis mit dicken braunen Zellwänden, welche hie und da Trichome und Stomata bildet. Unter ihr liegen zwei hypodermale Schichten, von denen die äußere aus sehr dickwandigen, regelmäßig prismatischen Zellen besteht, während die innere aus weniger regelmäßigen Zellen aufgebaut ist.

Das *Pilularia*-Sporocarp ist, mit einem Worte, ein *Marsilia*-Sporocarp, bei welchem die Sori auf 2 Paare reduziert sind. Auch in seiner Entwickelung stimmt es prinzipiell mit *Marsilia* überein.

Gleiches gilt für die Entwickelung der x-Generation und des Embryos, so daß es wohl genügt, auf die Figuren zu verweisen.

Wir haben also gesehen, daß die *Marsiliaceae* an die *Schizaeaceen* angeschlossen werden können, aber stark abgeleitet, auch heterospor geworden sind. Sie sind als ein blind endender Seitenzweig der *Schizaeaceen* zu betrachten, eine Fortsetzung nach oben besitzen sie nicht.

Abgesehen von den *Marsiliaceen* sind nun alle bis jetzt behandelten *Leptosporangiaten* und *Osmundaceen* dadurch charakterisiert, daß ihre Sporangien simultan gebildet werden, und aus diesem Grunde faßt Bower die *Gleicheniaceae*, *Schizaeaceae* und *Matoniaceae* unter dem Namen *Simplices* zusammen. Sie haben diese Eigenschaften mit den *Marattiaceen* gemein.

Bei der jetzt zu besprechenden *Leptosporangiaten*-Gruppe der *Gradatae* ist dies nicht der Fall.

Einundvierzigste Vorlesung.

Die Polyciliaten.

III. Die Filicales.

c) Die Leptosporangiaten. IV.

Bei den

Gradaten

entwickelt sich, wie wir schon bei *Marsilia* sahen, der Sorus in basipetaler Richtung; die Sporangien, welche unten an der Placenta stehen, entwickeln sich also zuletzt.

Bei den höchsten Farnen, bei den *Mixtae*, fehlt diese regelmäßige Entwickelung; Sporangien verschiedenen Alters stehen ohne Regelmäßigkeit gemischt.

Die Reihenfolge *Simplices-Gradatae-Mixtae* scheint auch eine phylogenetische zu sein; im Karbon existieren, soweit wir wissen, nur noch Farne mit simultaner Sporangienbildung (*Simplices*), im Mesozoicum finden wir neben diesen eine ganze Anzahl von *Gradaten*, und jetzt gehört die übergroße Mehrheit der Farne zu den *Mixtae*.

So wie wir unter den *Simplices* Formen mit flächenständigen (*Gleicheniaceen, Matoniaceen*) und mit randständigen Sporangien (*Schizaeaceen*) antrafen, so werden wir diese Typen auch bei den *Gradaten* wiederfinden.

Die *Loxsomaceae, Hymenophyllaceae, Dicksoniaceae* und *Dennstaedtineae* haben randständige, die *Cyatheaceae* flächenständige Sori.

Als erste Familie der *Gradaten* betrachtet Bower die

Loxsomaceae,

welche nur eine Art, *Loxsoma Cunninghami* Br. aus Neuseeland, enthält.

Es ist ein Farn vom Habitus einer *Davallia* oder einer *Dicksonia* mit einem Sorus eines *Trichomanes*, aber von allen drei dadurch verschieden, daß die Sporangien in der Medianebene aufspringen. Unter diesen Umständen ist es kaum zu verwundern, daß er von verschiedenen Forschern an sehr verschiedenen Stellen des Systems untergebracht worden ist, ich glaube aber mit Bower, daß er am besten unter den *Gradaten* gehört.

Unsere Art ist ein zierlicher Farn mit kriechendem Rhizom, welchem in unregelmäßiger Weise die Wurzeln entspringen, während in Ent-

fernungen von etwa 2,5 cm kräftige, lederartige, glatte, 2—3mal gefiederte, unten bläulichgrüne, 1—2 Fuß hohe Blätter sich erheben.

Die Sori stehen marginal, je einer am Ende eines einfachen oder gegabelten Nerven. Sie besitzen ein basales schüsselförmiges Indusium mit unzerschlitztem Rande, welches die säulenförmige Placenta umgibt. Letztere trägt außer den sich basipetal entwickelnden Sporangien zahlreiche Haare. Das Ganze gleicht sehr gewissen kriechenden *Dicksonia-* oder *Davallia*-Arten.

Die Sporangien gehören in bezug auf ihren Ring und ihre Oeffnungsweise zum Typus der *Gleicheniaceen*, jedoch ist der Ring nicht vollständig.

Die Placenta ist zunächst kurz, so daß alle Sporangien innerhalb des Indusiums liegen, bald aber streckt sie sich, wodurch die Sporangien in den Stand gesetzt werden, ihre Sporen auszustreuen, sie erinnert dann sehr an die Placenta der *Hymenophyllaceen.* Jedes Sporangium bildet als typische *Leptosporangiate* 64 Sporen.



Fig. 429. Loxsoma Cunninghami. Habitus und Sporangiumentwickelung. 1 Fieder mit Aderung und Soris, nach DIELS. 2 Blatt nach einem Exemplar in dem Leidener Reichsherbarium. 3—6 nach DIELS. 3 Spore. 4 Teil eines fertilen Segments mit Sorus und Indusium. 5 Längsschnitt durch Sorus und Indusium. 6 Sporangium. 7—9 nach BOWER, 10 nach TANSLEY, 11 nach BOWER. 7 Längsschnitt durch einen halberwachsenen Sorus. 8 Längsschnitt durch die Basis der Placenta, die jungen Sporangien zeigend. 9 Sporangium, den nur teilweise verdickten Annulus und Oeffnungsstelle zeigend. 10 Sporangium von der Seite. 11 Junger Sorus, noch im Indusium eingeschlossen. 12 Stammstele mit Blattlücke.

Die Stammstele ist eine typisch amphiphloische Siphonostele mit, um sich so auszudrücken, diagrammatischer Blattlückenbildung. Auch hat das Blattbündel die ursprüngliche Hufeisenform.

In dieser Hinsicht stimmt *Loxsoma* mit den *Dennstaedtineen* überein, aber auch mit den höheren *Gleicheniaceen,* welche, wie *G. pectinata,* eine Siphonostele zu bilden beginnen.

Auch zu den *Hymenophyllaceen* bestehen Beziehungen, z. B. die lange Placenta, aber die Sporangien mit ihrem, wenn auch bloß an dem

von der Placenta abgekehrten Teile verdickten, dennoch vollständigen Ringe zeigen ihre Abstammung von *Gleicheniaceen*-artigen Ahnen, und verbinden die *Gleicheniaceen* sehr schön mit der *Dicksonieen-Dennstaedtineen*-Reihe.

Die Verwandtschaft mit den *Hymenophyllaceen* ist weniger deutlich, so daß es sehr wohl möglich ist, daß der Ursprung der *Hymenophyllaceen* weiter zurückliegt als auf dem Stammbaum (auf S. 664) angegeben ist.

Besprechen wir zunächst diese letzeren.

Die Hymenophyllaceen

sind sowohl mit Rücksicht auf ihre Prothallien, wie auf ihre anatomische Struktur von haplostelen *Simplices* abzuleiten, von welchen ist aber schwer zu sagen.

Ihre oft nur eine Zellschicht dicken Blätter sind eine Anpassung und müssen wohl von mehrschichtigen Blättern, wie solche noch bei einigen Arten vorkommen, abgeleitet werden. Stomata fehlen aber auch bei den derberen Arten mit mehrschichtigen Blättern.

Nach oben zu setzen sie sich nicht fort, und man wird wohl allgemein Bowers Auffassung zustimmen können, daß sie als ein durch hygrophile Anpassung entstandener, blind endigender Zweig betrachtet werden müssen. Ihre überwiegend einschichtigen Blätter sind, wie die von *Todea superba*, eine Anpassung an sehr feuchte Standorte.

Zu den *Hymenophyllaceen* gehören bloß 2 Genera, welche sich sowohl durch der x-, wie der 2x-Generation eigene Merkmale unterscheiden lassen.

A. Prothallien fadenförmig, Indusium röhren- oder schüsselförmig . . . . *Trichomanes*
B. Prothallien platten- oder bandförmig, Indusium zweiklappig . . . . *Hymenophyllum*

In mancher Hinsicht zeigen die *Hymenophyllaceen* primitive Merkmale. So gibt es Arten, bei welchen die Blattbündel dieselbe Struktur wie die Stammstele besitzen, was natürlich die Theorie unterstützt, nach welcher Blätter und Stengel homologe Modifikationen von Thalluslappen sind.

Andere Arten zeigen schön dichotom verzweigte Blätter, gewiß auch ein primitiver Zustand. Hingegen sind andere wieder stark durch Anpassung modifiziert; so hat z. B. *Trichomanes brachypus* der Baumrinde angedrückte, reichlich verzweigte Blätter, welche den Eindruck eines Riesenlebermooses machen und so wie ein Lebermoos an ihrer Unterseite Rhizoide zur Wasseraufnahme bilden.

Die Anpassungen bewirken, wie Giesenhagen (Flora, 1890) nachwies, daß es nicht leicht ist, bei den *Hymenophyllaceen* die Artgrenzen zu bestimmen, da die Form je nach den obwaltenden Bedingungen sehr verschieden sein kann, ja in einem und demselben Rasen können oft verschieden geformte Blätter vorkommen, je nachdem sie von benachbarten Blättern überdeckt und beschattet waren oder nicht.

Viele dieser Biaiometamorphosen sind nicht erblich. So finden wir z. B. bei gewissen Arten, wie wir oben schon sahen, Rhizoide an der Unterseite von dem Substrate anliegenden Blättern, an anderen Exemplaren dieser selben Art fehlen diese aber oder sind bloß spärlich vorhanden.

In bezug auf die allgemeinen Bedingungen, unter welchen die *Hymenophyllaceen* leben, sei betont, daß es vorwiegend Schattenpflanzen regenreicher Urwälder sind. Sie haben also täglich reichliche Wasserzufuhr durch die Niederschläge im Walde, aber sie haben auch außerordentliches Bedürfnis nach Wasser, viele Arten nämlich besitzen in erwachsenem Zustand gar keine Wurzeln, und auch viele wurzelnde Arten kommen ohne Wasseraufnahme durch die Blätter nicht aus.

Alle *Hymenophyllacecn* sind denn auch imstande, durch ihre Blätter Wasser aufzunehmen und trocknen bis zur Brüchigkeit ein, wenn ihnen auch nur kurze Zeit diese Möglichkeit entzogen wird.

Man würde sie sogar in paradoxer Weise landlebende Wasserpflanzen nennen können, so sehr bedürfen sie der Benetzung ihrer

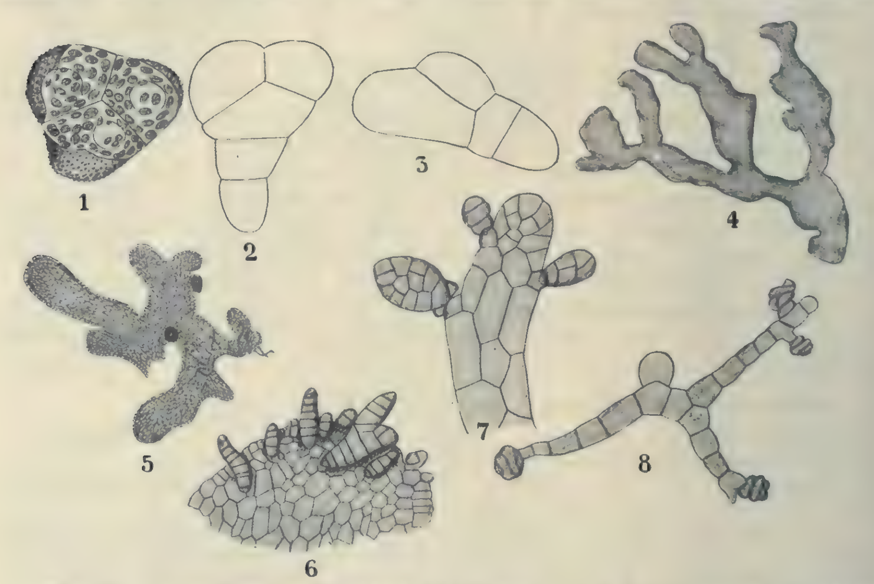


Fig. 430. Prothallien von Hymenophyllaceen. 1—3 Trichomanes Draytonianum. Keimung der Spore, nach CAMPBELL. 4 Großes Prothallium eines Hymenophyllum spec. etwa 2mal vergrößert, nach CAMPBELL. 5 Oberes Stück eines Prothalliums von Hymenophyllum axillare, nach GÖBEL. 6 Brutknospenbildung am Rande des Prothalliums eines Hymenophyllum spec., nach CAMPBELL. 7 Brutknospenbildung an einem Prothallium eines Hymenophyllum aus Java, nach GÖBEL. 8 Fadenförmiges Prothallium mit Antheridien eines Hymenophyllum, aus einer Brutknospe entstanden, nach CAMPBELL.

Blätter in kurzen Intervallen. Speziell gilt dies für die vielen epiphytischen Arten; die kleinen moosartigen, in Rasen lebenden Arten sind der Verdunstung weniger ausgesetzt.

Die *Hymenophyllaceen* besitzen denn auch vielerlei Anpassungen, um Wasser mittels ihrer Blätter festzuhalten und aufzunehmen, aber sie brauchen trotzdem eine fast wassergesättigte Atmosphäre, so daß das Umhauen eines großen Baumes im Urwalde oft schon genügt, um die *Hymenophyllaceen*-Vegetation auf den angrenzenden Bäumen zu vernichten.

Nur wenige Arten, z. B. das europäische *H. tunbridgense*, können außer dem Urwalde leben, aber auch diese Art braucht eine feuchte Atmosphäre, welche sie sich durch Vorkommen in feuchten Felsspalten

zu verschaffen weiß. Auch sie kann durch Aenderungen in der Atmosphäre zugrunde gehen, wie aus ihrem Verschwinden um Cherbourg herum nach dem Abhauen der dortigen Wälder hervorgeht. Die Prothallien, welche meistens fadenförmig sind, es bei *Trichomanes* bis zur Bandform bringen können, scheinen sehr langlebig zu sein. Göbel besitzt Kulturen von Prothallien von *T. radicans*, welche nach dreijährigem Wachstum noch keine Geschlechtsorgane gebildet haben.

Die Sporen der *Hymenophyllaceen* sind sofort keimfähig, ja sie keimen sogar bisweilen schon innerhalb der Sporangien; ein etwas anhaltendes Eintrocknen verursacht deren Tod. Sie können sich nur dann entwickeln, wenn sie sofort nach der Reifung günstige Bedingungen finden.

Eigenartig ist es, daß die Sporen sich bei der Keimung oft in 3 gleiche Zellen teilen, mittels vom Zentrum ausstrahlender Wände. Jede dieser Zellen fängt dann an, zu einem Zellenfaden auszuwachsen, meistens aber entwickelt sich nur einer von ihnen zu einem Prothallium, die anderen teilen sich nur ein oder zweimal und bilden kurze Rhizoide.

Wir haben früher schon gesehen, wie bei *Trichomanes* das Prothallium in der Regel fadenförmig bleibt und Gametophoren produziert, während *Hymenophyllum* hingegen ein plattenförmiges, lebermoosartiges Prothallium bildet, das in seinen jüngsten Stadien so wie die schematischen Farnprothallien mittels einer Scheitelzelle wächst. Sie bilden aber zeitlebens nur eine einzige Zellschicht, und die Rhizoide stehen in Gruppen am Rande.

Diese Prothallien können Brutknospen bilden, welche zu neuen Prothallien auszuwachsen vermögen, die aber öfters nicht platten-, sondern fadenförmig sind.

Apospore Prothalliumbildung durch Auswachsen von Zellen des Blattes der 2x-Generation wies Bower bei *Trichomanes pyxidiferum* nach, Apogamie hingegen bei *T. alatum*.

Oft sind die Prothallien der *Hymenophyllaceen* in ♂ und ♀ differenziert, oft aber auch hermaphrodit; offenbar aber hängt dies von Ernährungsbedingungen ab.

Die 2x-Generation ist in ein aufrechtes oder (meistens) kriechendes Rhizom, in Blätter und Wurzeln differenziert. Letztere fehlen aber oft und werden von in den Boden eindringenden Zweigen ersetzt.

Charakteristisch für die *Hymenophyllaceen* ist ihre axillare Verzweigung, wenn auch nach Giesenhagen Fälle vorkommen, in denen der Seitenzweig neben oder in einiger Entfernung oberhalb des Blattes entsteht, auch gibt es nach diesem Autor Arten, welche auf den Blättern in sogenannten blattbürtigen Knospen Zweige bilden.

So entwickeln *Trichomanes pinnatum* und eine Anzahl mit ihr verwandter Arten an der verlängerten Rhachis vieler Blätter Knospen, welche an der Stelle stehen, wo sich normal eine Fieder befinden würde, eine weitere Stütze für die Ansicht, daß Blatt und Zweig homolog sind.

Bei anderen *Trichomanes*-Arten, z. B. bei *T. diffusum*, entstehen die Knospen aus dem Mittelnerven des Blattes an dessen Oberseite. Giesenhagen konnte nachweisen, daß diese Knospen schon im Vegetationspunkte dieser Blätter angelegt werden.

Während es, wie wir sahen, eine Anzahl von Arten gibt, welche keine Wurzel bilden, gibt es andere, welche Adventivwurzeln bilden, die unregelmäßig am Rhizom inseriert sind.



Fig. 431. I. (links) Trichomanes spicatum HEDW. Habitusbild nach SADEBECK. II. (rechts) Hymenophyllum holochilum V. D. B., nach V. D. BOSCH, Habitus.

Fig. 432. Blattformen von Hymenophyllaceen, nach SADEBECK. 1 Trichomanes reniforme FORST. 2 Trichomanes Lyallii HOOKER. 3 Trichomanes spicatum HEDW. 4 Hymenophyllum cruentum CAV. 5 Hymenophyllum dilatatum SW. 6 Hymenophyllum australe WILLD.

Was die Stellung der übrigen lateralen Organe betrifft, so muß man 2 Fälle unterscheiden:

1) Stengel und Seitenzweige sind radiär beblättert und verzweigt, der Stengel hat verkürzte Internodien, z. B. *Trichomanes spicatum* HEDW. (Fig. 431, I).

2) Das Rhizom ist dorsiventral, Blätter und Zweige stehen lateral, zweizeilig, die Internodien sind meistens langgestreckt, z. B. *Hymenophyllum holochilum* v. D. B. (Fig. 431, II).

Die Form und Größe der Blätter sind bei den *Hymenophyllaceen* sehr verschieden. Einfache Blätter kommen vor, dichotom verzweigte, ein bis mehrfach gefiederte Blätter von wenigen Millimetern bis zu $^1/_2$ m Größe.

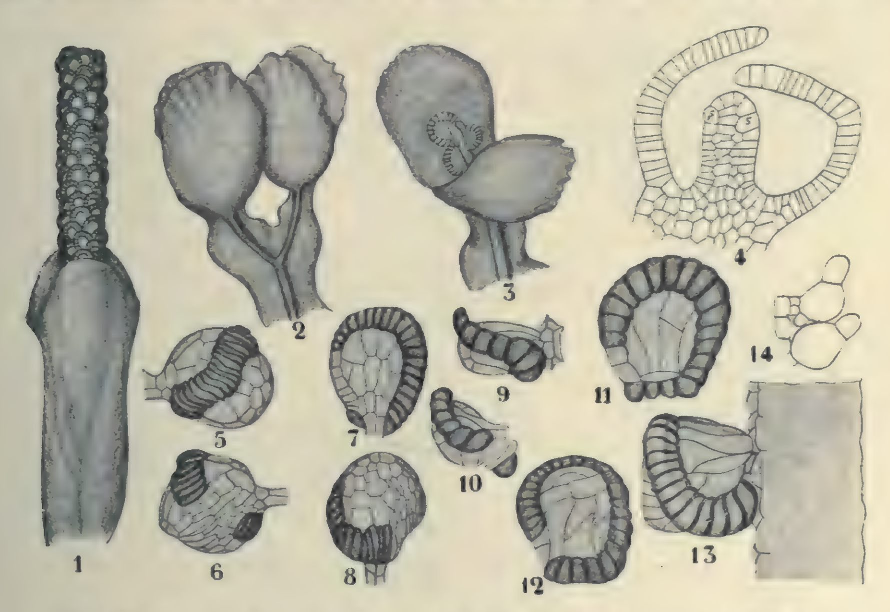


Fig. 433. Sorus und Sporangienformen bei Hymenophyllaceen. 1 Trichomanes tenerum, nach GÖBEL. 2, 3 Hymenophyllum javanicum SPR., nach v. D. BOSCH, 2 Zwei Indusien. 3 Eine der Indusiumklappen zurückgeschlagen. 4 Hymenophyllum Wilsoni HOOK. Sorus im Längsschnitt, das Receptaculum zeigend, die ersten Sporangien nahe der Spitze entwickelnd und mit Zellteilungen, welche das interkalare Wachstum verursachen. 5—8 Sporangien von H. dilatatum von zwei verschiedenen Seiten gesehen. 9—12 Sporangien von Trichomanes radicans Sw., sämtlich nach BOWER. 13, 14 Trich. tenerum, nach GÖBEL. 13 Sporangium von der Seite. 14 Stück eines Längsschnittes durch die Placenta mit zwei Sporangien, oben und unten der Annulus sichtbar.

Selbstverständlich ist dann auch die Nervatur bei verschiedenen Arten sehr verschieden. Bei sehr kleinen Formen, z. B. bei *Trichomanes Motleyi*, besitzen die sterilen Blätter, wie KARSTEN (Ann. du Jardin bot. de Buitenzorg, T. XII, p. 135) zeigte, gar keine Nerven, das Blatt gleicht also dem eines Lebermooses, bei anderen ist bloß ein einfacher Mittelnerv vorhanden, bei noch anderen findet sich eine wiederholt dichotom verzweigte oder reichlich gefiederte Nervatur neben allen möglichen Uebergängen zwischen den beiden letzteren Typen.

Bei den mehr komplizierten Nervaturen unterscheidet METTENIUS folgende 2 Fälle:

A. Anadrome Aderung, bei welchen die 1., 3., 5. Seitenader (von der 1., 2. oder höheren Ordnung) an der Innenseite (d. h. an der nach der Blattspitze zugekehrten Seite), die 2., 4. und 6. Seitenader an der Außenseite der Ader, aus welcher sie entspringen, stehen.

B. Katadrome Aderung, bei welcher die ungeraden Seitenadern an der Außen-, die geraden an der Innenseite der Tragader stehen.

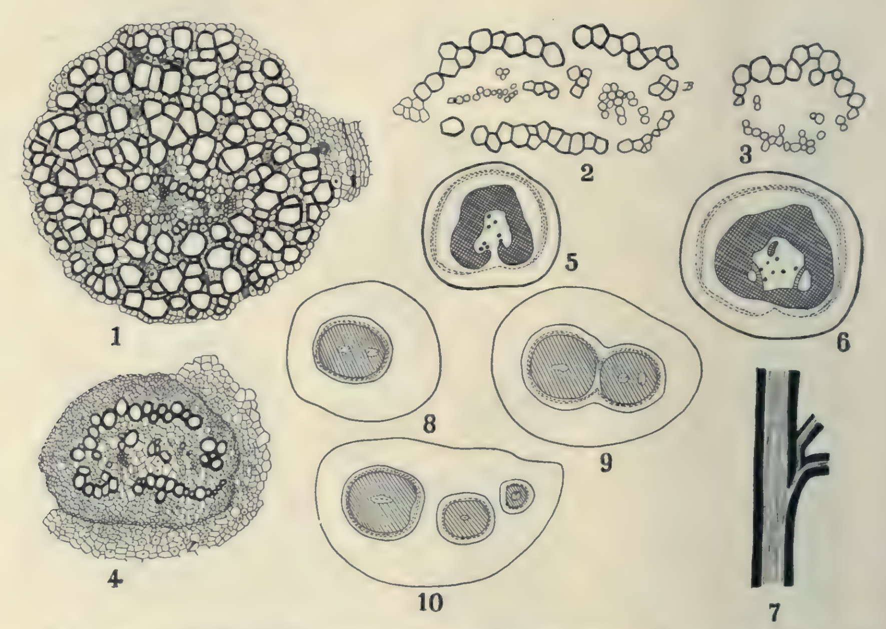


Fig. 434. Anatomie von Trichomanes, nach TANSLEY. 1 Trichomanes radicans. Stele des Rhizoms, das Phloem, Pericycel und Epidermis nur an der rechten Seite sichtbar. Die kleinsten Elemente im zentralen Parenchym gehören dem Protoxylem an, von dem hier zwei Gruppen unterschieden werden können, eine rechts und eine links von der Mediane. 2—4 Trichomanes reniforme. 2 Stele des Rhizoms, an der rechten Seite einen Blattspurstrang B abgebend, von diesem sind nur die Tracheiden gezeichnet, die kleinsten zentralen Elemente in der Stele sowie im Blattspurstrange sind Protoxylem. Einige größere Metaxylemelemente liegen zwischen den beiden Protoxylemsträngen. Ganz links wird eine Wurzelstele abgegeben. 3 Blattstielstrang gerade unter der Dichotomie, die kleinen zentralen Elemente sind Protoxylem. 4 Rhizomstele, das dicke Pericycel ist teilweise gezeichnet, die kleinsten der zentralen dickwandigen Elemente sind Protoxylem, von diesen sind zwei Gruppen sichtbar, eine rechts und eine links von der Mediane. 5—10 Trichomanes radicans, sämtlich Diagramme nach BOODLE. 5 Petiolarstrang, 6 Petiolarstrang gerade oberhalb der Austrittsstelle des axillaren Zweiges. 7 Verhalten von Petiolarstrang und Achselzweig zu der Stele des Rhizoms im Längsschnitt. 8—10 Diagramm, die Abzweigung der Stränge des Axillarzweiges und des Petiolus von der Stele des Rhizoms zeigend.

Bei gewissen *Hymenophyllaceen* sind die fertilen Blätter von den sterilen verschieden, z. B. bei dem in Fig. 431, I abgebildeten *T. spicatum*, wo die fertilen Blätter kein Parenchym besitzen. Die Sporangien stehen auf oft sehr stark verlängerten Placenten, an welchen sie in basipetaler Richtung entstehen.

Die Basis der Placenta ist bei *Trichomanes* von einem schüsselförmigen, bei *Hymenophyllum* von einem zweiklappigen Indusium um-

geben. Die Placenta erhält ihre oft sehr große Länge durch interkalares Wachstum. Die Sporangien sind von sehr verschiedener Größe und Sporenproduktion. Bei *Hymenophyllum tunbridgense* kommen 256—512 Sporen im Sporangium, bei verschiedenen *Trichomanes*-Arten 32—64 vor. Der Ring des *Hymenophyllaceen*-Sporangiums steht schief, der Riß schief zur Längsachse des Sporangiums. Oft wird das ganze Sporangium beim Oeffnen, indem der Ring den größten Teil der Sporangiumwand mit sich nimmt, abgerissen. Der Ring ist oft unvollkommen. Die Anatomie ist sehr einfach. Wir sahen schon, daß im Rhizom eine Haplostele vorhanden ist, und daß die Blattbündel oft dieselbe Struktur wie die Stammstele aufweisen.

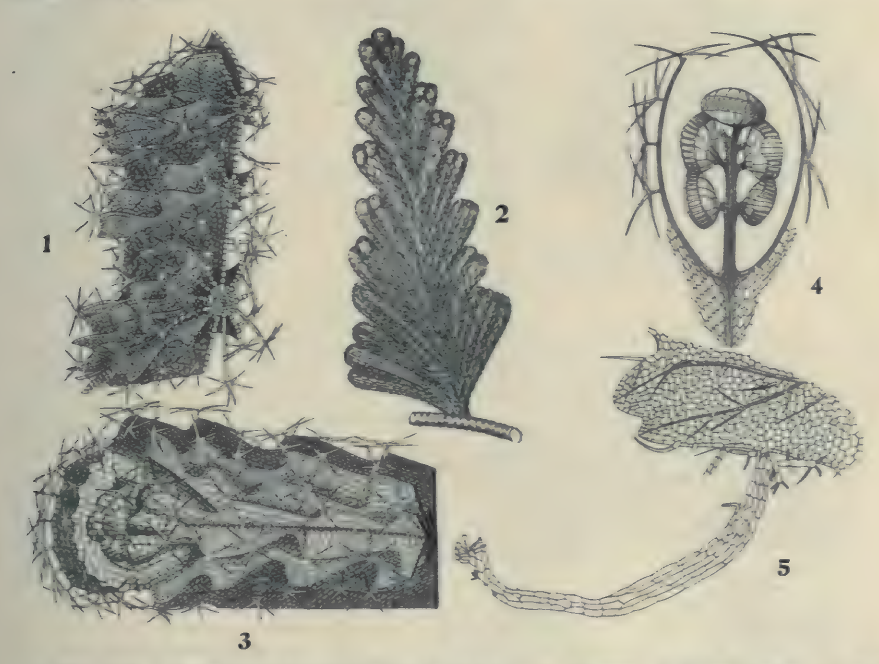


Fig. 435. Hymenophyllum fusugasugense KARST. nach KARSTEN. 1 Teil eines Blattes. 2 Spitze eines fertilen Segments von oben. 3 Oberes fertiles Segment. 4 Längsschnitt durch den Sorus. 5 Trichomanes alatum SW. Teil eines Blattes, aus dessen Rand ein Prothallium hervorsproßt, nach GIESENHAGEN.

Interessant ist es, daß bei den dorsiventralen Formen auch die Stammstele dorsiventral ist, wie der Tracheidenring in der Fig. 434, 2, 3 deutlich zeigt.

Bei *T. radicans* aber (Fig. 434, 1, 5—10) ist das Blattbündel in den höheren Teilen der Rhachis von der Stammstele mehr verschieden; das Diagramm zeigt aber wohl, wie groß auch hier die Uebereinstimmung zwischen dem Blattbündel in der Basis der Rhachis und zwischen der Stele eines Seitenzweiges ist, und gibt eine weitere Stütze für die Theorie der Homologie von Stengel und Blatt. In bezug auf die Anatomie sind also die *Hymenophyllaceen* sehr primitive Farne, welche leicht von *Haplostelen*-Ahnen abgeleitet werden können, wobei wir es ganz dahingestellt sein lassen, ob diese Struktur primitiv oder durch Reduktion „wieder" erhalten ist. Wer sich für die Biologie der *Hymenophyllaceen* interessiert,

kann darüber manches Interessante in GIESENHAGENS Artikel in der Flora von 1890 finden. Vielerlei sind die Mittel, um Wasser festzuhalten. An Moosblätter erinnernde Lamellenbildung und Haarbedeckungen spielen dabei eine Rolle; einen der schönsten Fälle bietet wohl *Hymenophyllum fusugasugense* KARST. aus Südamerika dar (vergl. Fig. 435).

So wie die *Marsiliaceen* als ein im Wasser lebender heterosporer Seitenzweig der *Schizaeaceen* betrachtet werden können, so betrachten einige Forscher die

Salviniaceen

als einen heterospor gewordenen, zum Wasser zurückgekehrten Seitenzweig der *Hymenophyllaceen.*

Wie dem auch sei, sicher entwickeln sich die Sporangien der *Salviniaceen* in basipetaler Richtung, so daß Grund

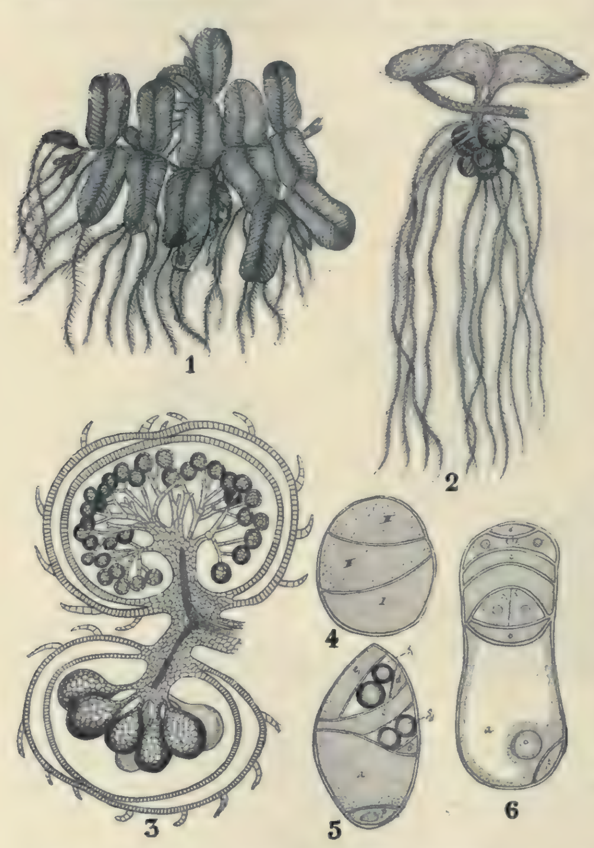


Fig. 436. Salvinia natans. 1 Habitusbild, 2 ein einzelner Blattwirtel mit Sporocarpien, beide nach BISCHOFF. 3 Längsschnitt durch einen Sorus mit Mikrosporangien und einen solchen mit Makrosporangien nach LUERSSEN. 4—6 Männliche Prothallien nach BELAJEFF. 4-Teilung der Mikrospore in 3 Zellen. 5 Fertiges Prothallium von der Flanke, 6 von der Bauchseite. Zelle 1 hat sich in die Prothalliumzellen a und p geteilt, Zelle 2 in die sterilen Zellen b, c, und in die spermatogenen Zellen S_1, von denen jede zwei Spermatiden bildet. Zelle 3 in die sterilen d, e und die beiden spermatogenen Zellen S_2.

vorliegt, sie von den *Gradaten* abzuleiten. Viel mehr können wir aber von diesen stark modifizierten Formen meines Erachtens nicht sagen.

Sicher aber haben *Salviniaceen* und *Marsiliaceen* wenig gemeinsam, und ihre Zusammenfassung zu einer Gruppe der *Hydropterideen* ist systematisch ebensowenig berechtigt wie die aller unterirdischen *Ascomyceten* zu einer Gruppe der Trüffeln. Trüffeln und Wasserfarne sind biologische, nicht systematische Gruppen.

Zur Familie der *Salviniaceen* gehören 2 Genera, *Salvinia* und *Azolla*, welche wir gesondert besprechen wollen. Fangen wir mit

Salvinia

an. Es sind dies (Fig. 436, 1) bis 1 dm lang werdende, horizontal auf dem Wasser schwimmende Pflanzen, welche zahlreiche, alternierende,

dreizählige Blattwirtel tragen. Von diesen entwickeln sich die beiden dorsal gestellten Blätter eines jeden Wirtels zu ganzrandigen Luftblättern, welche an ihrer Oberfläche Einrichtungen zum Festhalten von Luft besitzen, so daß sie, mit Gewalt untergetaucht, silberartig glänzen, während das ventrale Blatt sich sehr stark verzweigt und so vollständig das Aeußere einer Wurzel angenommen hat, daß ein jeder ohne Kenntnis seiner Entwickelung es für eine Wurzel halten würde (Fig. 436, 2). Wurzeln fehlen unserer Pflanze aber gänzlich.

Die Verzweigung des Stengels findet lateral an den Knoten statt, und zwar oberhalb des Wasserblattes und zwischen den beiden Luftblättern eines Wirtels. Da die 3-zähligen Wirtel alternieren, finden wir am Stengel 4 Reihen Luftblätter und 3 Reihen Wasserblätter. Die Sporocarpien (Fig. 436, 2, 3) stehen in Gruppen von je 20 oder mehreren an der Basis der Wasserblätter und sind mehr oder weniger kugelig. Die Wand des Sporocarps wird von einem zweischichtigen Indusium gebildet. In jedem Sporocarp befindet sich ein Sorus, der entweder ausschließlich Mikro- oder bloß Makrosporangien trägt (Fig. 436, 3). Die Mikrosporangien sind zahlreich und langgestielt, der Stiel wird von einer einzigen Zellreihe gebildet; sie stehen auf Sporangiophoren, welche der Placenta entspringen. Die reifen Mikrosporen liegen in einer schaumigen, vielfach Epispor genannten Masse eingebettet, welche zumal aus den desorganisierten Tapetenzellen besteht.

Sowohl in den Mikro- wie in den Makrosporangien befinden sich ursprünglich 16 Sporenmutterzellen. Diese entwickeln sich sämtlich, so daß in jedem Mikrosporangium 64 Sporen gebildet werden. In den kurzgestielten Makrosporangien machen zwar alle Sporenmutterzellen die Tetradenteilung durch, aber schließlich gelangt doch nur eine Makrospore zur Entwickelung, welche von einer ähnlichen episporialen Masse wie die Mikrosporen umgeben wird.

Betrachten wir jetzt einmal die x-Generation und fangen wir dazu mit den

Männlichen Prothallien

an. Nach der Auffassung von Göbel sind die Mikroprothallien der *Salvinaceen* stärker reduziert als die irgendeiner anderen heterosporen *Filicineen*-Gruppe. Die Mikrospore teilt sich zunächst in die 3 Prothalliumzellen I, II, III (Fig. 436, 4). Sie werden durch zwei Antiklinen (vergl. Fig. 436, 5, 6) in die beiden Zellen b u. c, und d u. e und in die Antheridienzellen S_1 S_2 zerlegt, welche letzteren nur je zwei spermatogene Zellen bilden.

Das Prothallium ist deutlich dorsiventral. Die steril bleibenden Zellen b, c, d, e, welche, nach Göbel mit Unrecht, Wandzellen genannt werden, nehmen gar keinen Teil an der Oeffnung des Antheridiums.

Weibliche Prothallien.

Wir haben schon gesehen, daß im Makrosporangium bloß eine Makrospore gebildet wird, die Entwickelung machen untenstehende Figuren (Fig. 437, 1—7) nun wohl klar.

Bei der Keimung zerreißt die Makrosporenwand 3-lappig, und das zunächst dreieckige (Fig. 438, 1) grüne Prothallium ragt hervor.

Der obere Teil bleibt steril und bildet alsbald eine meristematische Zone; das Ganze ist wohl dem Gewebepolster eines *Polypodiaceen*-Prothalliums homolog, ja es entstehen sogar später aus dem Meristem 2 Flügel (Fig. 438, 2), welche sich nach unten umbiegen. Inwieweit diese mit den Flügeln des *Polypodium*-Prothalliums direkt homolog sind, wage ich jedoch nicht zu entscheiden. Unter dem Meristem werden 3 Archegonien gebildet, wird eines von diesen befruchtet, so hört die Entwickelung weiterer Archegonien auf; sonst bildet das Meristem neue. Bei der Embryoentwickelung ist bemerkenswert, daß der Kotyledon schildförmig ist und als Schwimmorgan funktioniert (Fig. 438, 6).

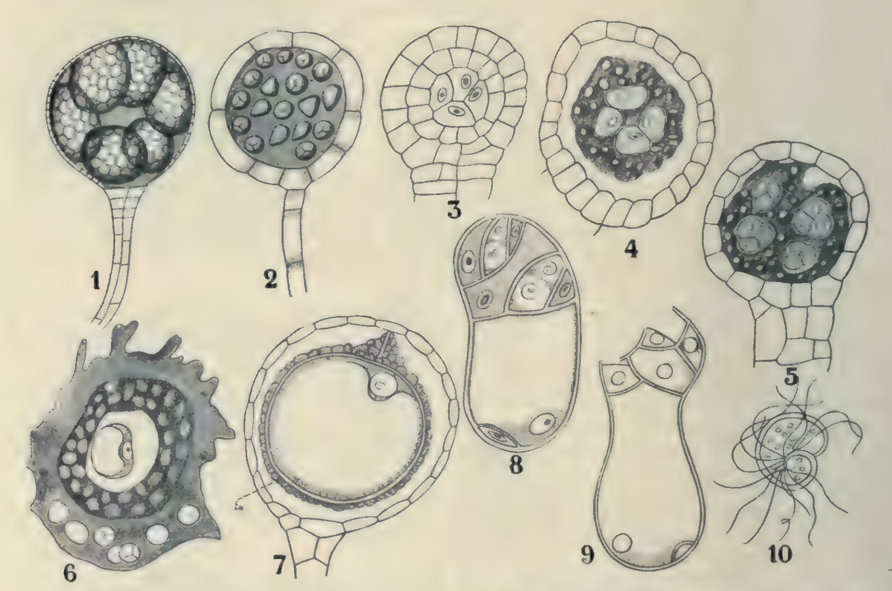


Fig. 437. Salvinia natans. 1 Azolla-Mikrosporangium. 2 Salvinia-Mikrosporangium. 1, 2 nach STRASBURGER. 3—7 Entwickelung der Makrosporangien nach HEINRICHER und JURANYI. 3 Bildung der 8 Sporenmutterzellen. 4 Die Wände der Tapetenzellen sind resorbiert, die Inhalte der letzteren sind zusammengeflossen und umgeben die außer Verband getretenen Sporenmutterzellen, die Kerne der Tapetenzellen sind noch sichtbar. 5 Tetradenbildung. 6 Ein aus dem Makrosporangium herauspräparierter Plasmaballen eines älteren Entwickelungsstadiums mit den in zwei Reihen angeordneten Zellkernen der Tapetenzellen, in der Mitte die von einem hellen Hofe umgebene junge Makrospore, an der Peripherie unten die nicht zur weiteren Entwickelung gelangenden Sporen. 7 Eine noch weiter entwickelte Makrospore in dem einschichtigen Sporangium; Ep das Episporium. 8—10 Spermatozoenentwickelung und Austritt derselben nach BELAJEFF und CAMPBELL.

Wir sehen also, daß *Salvinia* noch ein ziemlich großes, grünes Makroprothallium entwickelt, trotzdem so viel Reservematerial in der Makrospore vorhanden ist, daß die ganze Entwickelung, die Embryobildung einbegriffen, im Dunkeln erfolgen kann.

Betrachten wir jetzt das andere *Salviniaceen*-Genus

Azolla.

Es ist dies eine ursprünglich nicht-europäische Gattung, welche jedoch in den letzten Jahren in verschiedenen Teilen unseres Kontinents

verwildert und in Holland unter dem Namen rotes „Kroos“ (der für *Lemna* übliche Volksname) allgemein bekannt ist.

Es hat verhältnismäßig lange gedauert, bevor sich *Azolla* an die in Europa obwaltenden Verhältnisse genügend gewöhnt hat, um zur Fruktifikation zu kommen. Soweit mir bekannt, sind die ersten fruchtenden europäischen Exemplare von meinem Freunde GOETHART und mir in einem Teiche im Botanischen Garten zu Antibes im Jahre 1888 gesammelt worden, jetzt fruktifiziert das Genus auch in Holland, sogar in zwei Arten reichlich.

Es sind verhältnismäßig zarte, gewissen *Jungermannien* habituell nicht unähnliche Pflänzchen, welche an der Oberfläche des Wassers schwimmen (Fig. 439, 1).

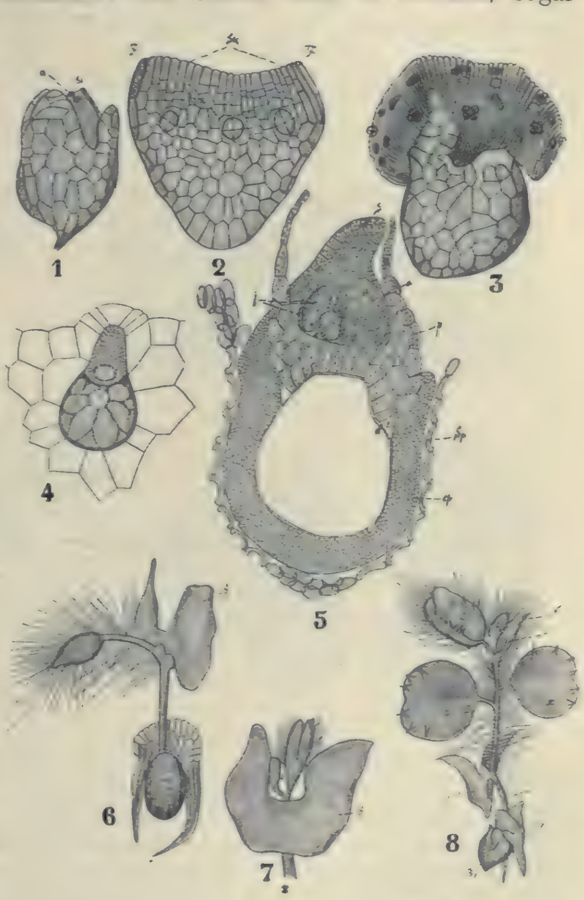


Fig. 438. Salvinia natans. 1 Gekeimte Makrospore nach PRINGSHEIM. a Archegonium, St Scheitelkante. 2 Prothallium von oben gesehen, nach BAUKE; drei Archegonien und die Mutterzelle (M) eines vierten sichtbar; Sk Scheitelkante, F die Stelle, wo sich die Flügel entwickeln werden. 3 Makrospore mit hervortretendem Prothallium. 4 Noch nicht geöffnetes Archegonium. 5 Keimende Makrospore; Sp Sporangiumwand, ep und e Wände der Spore, d Diaphragma, p Prothallium, a Archegoniumrest, S Kotyledon, Sp Sproßscheitel, B Blätter. 6 Keimpflanze; S Kotyledon. 7 Oberer Teil einer Keimpflanze mit Cotyledon. 8 Aeltere Keimpflanze; S Cotyledon. 1, 2 Die beiden ersten Blätter; L_1 Luftblätter des ersten Quirles, W dessen Wasserblatt, E Stammscheitel, A Stielchen, P Prothallium, Sp Spore. 3—8 Nach PRINGSHEIM.

Die Blätter stehen in zwei alternierenden Reihen auf der Dorsalseite des Stengels (Fig. 439, 2) und sind tief zweilappig (Fig. 439, 3). Die Lappen sind sehr ungleich entwickelt und verhalten sich auch biologisch verschieden.

Der nach oben gerichtete Lappen dient der Photosynthese. Seine morphologische Unterseite ist nach oben gerichtet und dementsprechend entwickelt. An dieser Seite befinden sich nämlich (Fig. 439, 5, 6) palisadenartig gestreckte Zellen und zahlreiche Papillen, welche das Blatt gegen Benetzung schützen. Auf der nach unten gerichteten morphologischen Oberseite befinden sich eigentümliche schleimabsondernde Höhlungen, welche von einer *Nostocacee* bewohnt werden (Fig. 439, 6). Ganz anders ist, wie GÖBEL, dem ich hier folge, betont, der Unterlappen

gebaut. Er ist zum größten Teile bloß einschichtig, nur eine etwas oberhalb der Mitte gelegene Zone ist mehrschichtig. Dort ist auch etwas chlorophyllhaltiges Gewebe vorhanden, und wir finden an der Oberseite Spaltöffnungen; es ist derjenige Teil, der von dem Oberlappen am wenigsten bedeckt wird und also noch das meiste Licht erhält.

Inwiefern ist nun diese eigentümliche Blattform für die Pflanze von Bedeutung?

Erstens sind dadurch die jungen Stengelteile und Blattanlagen vorzüglich geschützt, zweitens ist der untere Blattlappen an seiner Oberseite benetzbar und imstande, Wasser aufzunehmen, wie aus dem Blauwerden des Zellinhaltes beim Schwimmen auf verdünnter Methylenblaulösung hervorgeht.

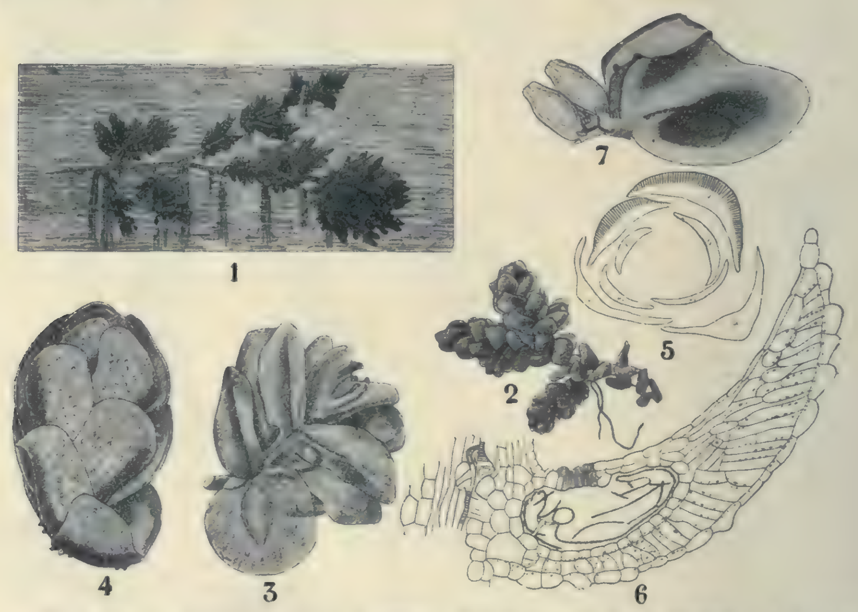


Fig. 439. 1 Azolla nilotica DESC., Habitusbild nach SADEBECK. 2 Azolla caroliniana, Zweigstück nach WETTSTEIN. 3 Azolla filiculoides, Zweig, von der Seite gesehen, nach STRASBURGER. 4, 5 Azolla filiculoides, nach GÖBEL. 4 Habitusbild eines Sprosses von oben. 5 Querschnitt durch eine Knospe, 3 Blattpaare gezeichnet; O, U Ober- und Unterlappen der betreffenden Blätter, an den zwei obersten Blättern ist die Lage des Palisadenparenchyms durch Schraffierung angedeutet. 6 Längsschnitt durch den oberen Lappen eines ausgebildeten Blattes von Azolla filiculoides nach STRASBURGER. Im Inneren der Höhle Nostoc.

Die Blattunterlappen unterstützen also die Wurzeln, welche *Azolla,* im Gegensatz zu *Salvinia,* besitzt, bei der Wasseraufnahme hingegen ist ihr Assimilationsvermögen gering, so daß man die Unterlappen als knospenschützende und wasseraufnehmende, die Oberlappen als photosynthesierende Organe betrachten darf, welche durch Unbenetzbarkeit der Oberfläche und beiderseitige Spaltöffnungsbildung dazu sehr geeignet sind. Letzteres ist eine bei Wasserpflanzen, welche meistens nur Stomata an der Blattoberfläche bilden, seltene Eigenschaft. Die schiefe Stellung der Blätter schützt sie gegen zu starke Insolation, die eigentümliche Form und Stellung macht, daß sie viel Luft festhalten, was die Schwimmfähigkeit des Pflänzchens erhöht.

Lehrreich ist *Azolla* zumal, weil sie zeigt, wie verschiedene Stellung hinsichtlich der Schwerkraft die Blattstruktur beeinflußt in der verschiedenen Form von Unter- und Oberlappen und in der Bildung von Palisadenparenchym an der morphologischen Blattunterseite.

Außer diesen Blättern trägt das Pflänzchen, und zwar an der Unterseite seines Stengels, Wurzeln und Sporophylle. Verfolgen wir, wiederum an der Hand GOEBELS, die Entwickelung der letzteren.

Bei den sterilen Blättern teilt sich das Blatt in sehr jungem Alter schon in einen Ober- und einen Unterlappen, deren Struktur wir soeben besprochen haben.

Wie verhalten sich nun diese Blatthälften bei den fertilen Blättern oder Sporophyllen?

Die, so wie bei *Salvinia,* von einem 2-schichtigen Indusium umgebenen Sori stehen meistens zu zwei, selten zu drei am Unterlappen der Sporophylle, welche ihrerseits an Seitenzweigen des reichlich verzweigten Hauptstengels stehen.

STRASBURGER fand, daß die Sori metamorphosierte Blattlappen seien und faßte das Indusium als das Homologon des Blattunterlappens auf, während CAMPBELL meint, . . . that the whole of the ventral lobe goes to form the sori and that the involucre is derived from the whole of the dorsal lobe.

GOEBEL stimmt mit CAMPBELL darin überein, daß die Sori aus einer sehr frühzeitigen Teilung des Blattunterlappens hervorgehen, aber er meint, daß der Unterlappen keineswegs bei der Bildung des Involucrums aufgebraucht wird, sondern im Gegenteil bestehen bleibt, und ein Gefäßbündel erhält, ja sogar die gewöhnliche von einer *Nostoccacee* bewohnte Schleimgrube bildet. Der Oberlappen bildet bloß einen die Sporocarpien zum Teil einhüllenden Flügel (vergl. Fig. 440, 1—3).

Die Sporocarpien entstehen auf dem sich in 2 (selten 3 oder 4) Lappen teilenden Unterlappen des Sporophylls (Fig. 440, 1, 4), und jeder Sorus umgibt sich mit einem ringwallförmig emporwachsenden Indusium. Wenn dieses nicht da wäre, würde man sicher den die Sporocarpien einhüllenden Flügel des Oberlappens als Indusium betrachten.

Die Sporophylle stehen, wie wir sahen, an Seitenzweigen, und zwar sind bloß die unteren Blätter dieser Seitenzweige fertil.

In den reifen Sporocarpien (Fig. 440, 4, 5) sind entweder zahlreiche Mikrosporangien oder nur ein Makrosporangium vorhanden; aber sie verraten ihre ursprünglich hermaphrodite Natur dadurch, daß in den Makrosporocarpien noch Mikrosporangien angelegt werden, welche aber frühzeitig zugrunde gehen, während in den Mikrosporocarpien noch ein ebenfalls bald abortierendes Makrosporangium angelegt wird.

In ihrem Artikel „Differentiation of Sporocarps in Azolla", Bot. Gaz., 1907, kommt Miß WANDA M. PFEIFFER denn auch zu folgenden Schlußfolgerungen:

1) „The early development of megasporocarp and microsporocarp are exactly similar. Each begins development with a single megasporangium and a sporocarp wall. When the megasporangium has reached the stage in which the 8 spore mothercells are in synapsis, some of the outer cells of the stalk enlarge and become the apical cells of the young microsporangia. — — —"

2) „Further development of the megasporocarp shows one of the 32 megaspores continuing growth, while the other 31 abort, and the microsporangia at the base of the megasporangia cease growth."

3) „Further development of the microsporocarp shows all 32 megaspores aborting, while the young microsporangia increase rapidly in size and number. The megasporangium usually collapses so that it is not readily seen in the mature microsporocarp.“

So wie bei *Salvinia* sind die Mikrosporen von einer aus Degenerationsprodukten der Tapetenzellen gebildeten schaumigen Masse umgeben. Während die Mikrosporen von *Salvinia* im Sporangium selber keimen und dabei die Sporangienwand durchbohren, macht *Azolla* von der episporialen Masse Gebrauch, um ihre Mikrosporen in kleinen Häufchen auszustreuen.

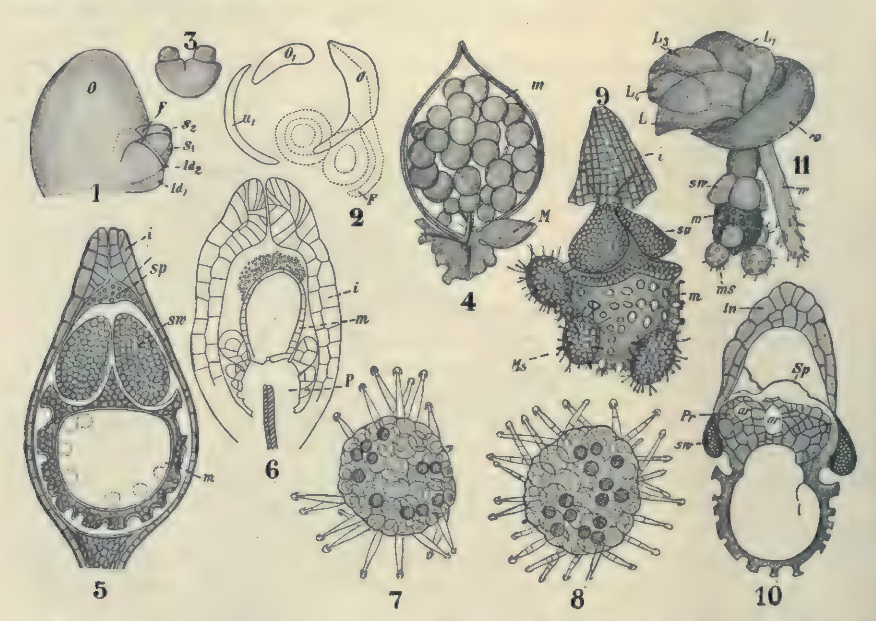


Fig. 440. Azolla filiculoides. 1 Sporophyll, freipräpariert, von der Fläche gesehen; O Oberlappen, F Anlage des Flügels desselben, S_1, S_2 Anlagen von Makrosporangien, Id_2, Id_1 die zugehörigen Indusien. 2 Querschnitt durch zwei Blätter, links ein steriles; O_1 dessen Oberlappen, U_1 dessen Unterlappen. Rechts ein fertiles Blatt bei höherer und bei tieferer Einstellung (letztere punktiert). O Oberlappen, F dessen Flügel, er bedeckt die zwei Makrosori. 3 Freipräparierter, zur Bildung zweier Makrosori verwendeter Unterlappen von der Fläche, die Indusien erscheinen als Ringwälle (sämtlich nach GÖBEL). 4 Ein Mikro- (m) und ein Makro- (M) Sporocarpium, ersteres im Längsschnitt. 5 Längsschnitt durch ein Makrosporangium; i Indusium, Sp Sporangiumwand, m Makrospore, Sw Schwimmkörper. 4, 5 nach STRASBURGER. 6 Längsschnitt durch einen Makrosorus (nach GÖBEL); I Indusium, m Makrosporangium, P Placenta. Oberhalb des Makrosporangiums sind Nostoc-Fäden sichtbar, unterhalb desselben Anlagen von Mikrosporangien, welche verkümmern. 7 Massula mit 11 Mikrosporen, alveoliertem Epispor und zahlreichen Glochidien mit 0—2 Querwänden an der Spitze. 8 Idem von A. caroliniana mit zahlreichen Glochidien, mit vielen Querwänden 7, 8 nach BERNARD. 9 Eine reife Makrospore mit angehefteten Massulae (Ms). 10 Prothallium von A. filiculoides; Pr Prothallium, Ar Archegonien, In Indusium, Sp Rest der Sporangiumwand, Sw Schwimmkörper, welche durch das Wachstum des Prothalliums auseinandergetrieben sind (nach CAMPBELL). 11 Junges Pflänzchen noch in Verbindung mit der Spore; Co Kotyledon, L_1, L_2, L_3, L_4 die ersten Blätter, W Wurzel (nach CAMPBELL).

Die Episporialmasse bleibt hier nämlich nicht heil, sondern zerfällt in mehrere kleinere Portionen, Massulae genannt, welche je eine Anzahl von Sporen umhüllen. Diese Massulae (Fig. 440, 7, 8) sind dadurch bemerkenswert, daß sie an ihrer Oberfläche eigentümliche, gestielte

Haken bilden, die sogenannten Glochidien, welche bei *A. filiculoides* einen einzelligen, bei *A. caroliniana* einen mehrzelligen Stiel haben.

Diese Glochidien haben die Aufgabe, die mikrosporenhaltigen Massulae an den Makrosporen zu befestigen und so die Befruchtung zu sichern (Fig. 440, 9).

Sehen wir, wie dies geschieht.

Die Wand des Makrosporangiums wird verhältnismäßig früh gelöst, so daß die Makrospore alsbald bloß vom Indusium umschlossen ist. Sie nimmt aber nur die untere Hälfte der Indusiumhöhlung ein, der obere



Fig. 441. I. Dicksonia (Balantium) Culcita. 1, 2 Habitus nach Exemplaren des Reichsherbariums in Leiden. II. A Blattfieder von Cibotium Barometz LINK, nach einem Exemplar des Reichsherbariums in Leiden.

Teil dieser Höhlung ist vom größten Teil der Episporialmasse erfüllt, während ein kleinerer Teil derselben die Makrospore selbst einhüllt. Diese episporiale Masse bildet um die Makrospore herum eine mit Ausstülpungen versehene Haut, an welchen sich die Glochidien der Massulae anheften, während der oberhalb der Makrospore gelegene Teil der Episporialmasse einen mit Lufthöhlungen versehenen Schwimmapparat bildet.

Entwickelung von Mikro- und Makroprothallien sind der Hauptsache nach denen von *Salvinia* gleich; das Makroprothallium (Fig. 440, 10) ist aber kleiner und sehr wenig chlorophyllhaltig. Auch hier ist der Kotyledon schildförmig und fungiert als Schwimmorgan.

Kehren wir nach dieser Abschweifung von den heterosporen *Salviniaceen* zu den homosporen *Gradaten* zurück und sehen wir, wie wir,

von den *Loxsomaceen* ausgehend, die übrigen Familien anreihen können. Betrachten wir zunächst diejenigen, welche so wie die *Loxsomaceae* und *Hymenophyllaceae*, marginale Sori haben, die sogenannte *Dennstaedtia-Davallia*-Reihe von BOWER. Sie fängt mit den *Dicksoniaceen* im Sinne BOWERS an.

Die Familie der

Dicksoniaceae

enthält in der Fassung, welche sie von BOWER erhalten hat, bloß das Genus *Dicksonia*, nach Ausscheidung des Subgenus *Dennstaedtia* (*Patania*). Zu diesem Genus gehören dann noch 2 Subgenera: *Eudicksonia* (inkl. *Balantium*) und *Cibotium*.

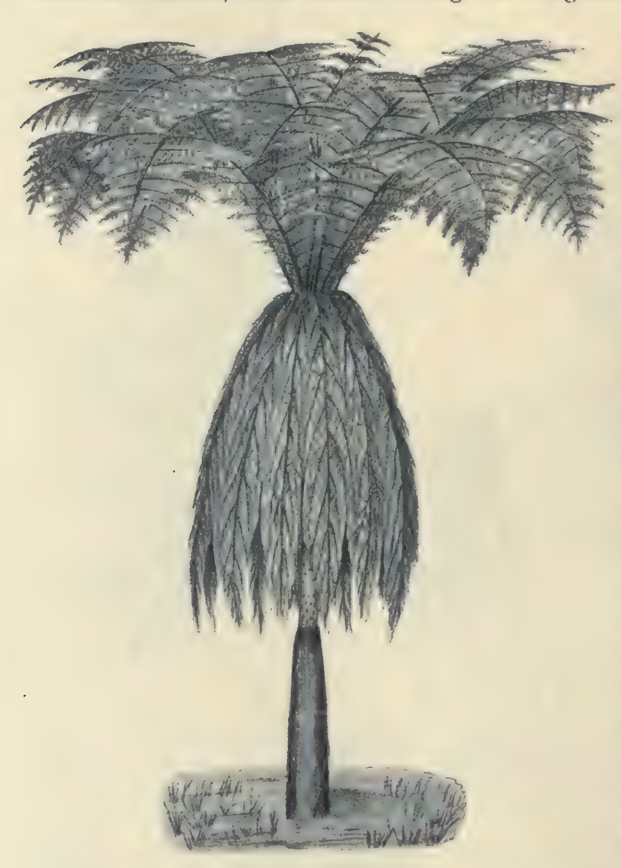


Fig. 442. Dicksonia Karsteniana. Habitus nach KARSTEN.

DIELS zerlegt die Familie in 3 Genera: *Balantium*, dessen Blätter zwar groß sein können, dessen Stamm aber sich nicht über dem Boden erhebt, und das habituell einer *Polypodiacee* gleicht, *Dicksonia* und *Cibotium*, die beiden letzteren Baumfarne.

Die Blätter sind wiederholt gefiedert, die sterilen von den fertilen nicht formverschieden, die Sori marginal von einem zweilappigen Indusium in der Weise der *Hymenophyllaceen* umgeben. Die Sporangien entstehen marginal und fast simultan. Später aber werden neue in basipetaler Richtung gebildet, aber nicht lange.

Bei *Dicksonia* (*Balantium*) *Culcita* (Figur 441, 1, 2) ist der Ring sehr schief, bei *D. Menziesii* (Fig. 444, 4—7) mehr longitudinal. Nicht alle Zellen des Ringes sind verdickt, es ist also ein Stomum von 4—5 Zellen vorhanden.

Wenn die Sporangien auch groß sind, so ist die Zahl der von ihnen produzierten Sporen doch die der typischen *Leptosporangiaten*, nämlich 64.

In anatomischer Hinsicht besitzen die *Dicksonien* eine noch wenig von einer Siphonostele verschiedene Dictyostele.

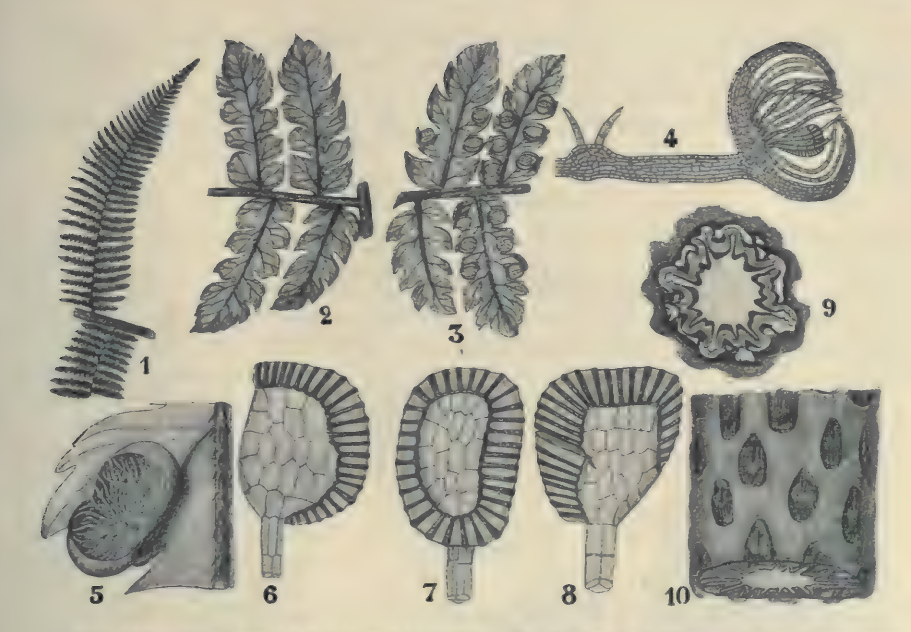


Fig. 443. Dicksonia Sellowiana Hk. Blattfieder und Stammstücke, Sporangien, nach Karsten. 1 Teil eines Blattes. 2 Fertile Fieder, von oben betrachtet. 3 Dieselben von der Unterseite gesehen. 4 Blattquerschnitt mit Sorus. 5 Geöffnetes Indusium. 6—8 Sporangien. 9 Stammquerschnitt. 10 Stammstück mit Blattnarben.

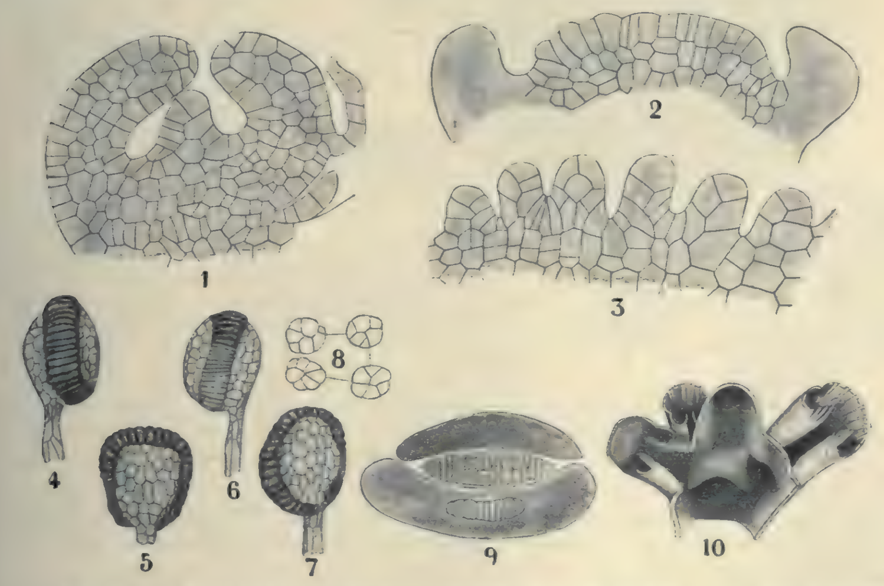


Fig. 444. Dicksonia. Sporangienentwickelung, nach Bower. 1—3 Längsschnitte durch junge Sori von Dicksonia Schiedei Baker. 9 Querschnitt durch einen jungen Sorus, die beiden Lippen des Indusiums zeigend. 4—7 Sporangien von Dicksonia Menziesii, von vier verschiedenen Seiten gesehen. 8 Querschnitte durch Sporangienstiele. 10 Dicksonia Barometz, nach Gwynne-Vaughan. Teil der Stammstele, von innen gesehen, die Abzweigung von drei Blattspuren zeigend.

Das Blattbündel entspringt als breites Band mit einwärts gebogenen Rändern der Stammstele, spaltet sich aber bald in eine Anzahl gesonderter Bündel (Fig. 444, 10).

Mit den *Dicksonien* verwandt, vielleicht als ein Seitenzweig derselben zu betrachten sind die

Thyrsopteridaceae

mit nur einer Art

Thyrsopteris elegans

von Juan Fernandez. Von dieser Art, welche nur noch auf Juan Fernandez wächst, besitzt Kew ein schönes lebendes Exemplar. Das Prothallium ist noch unbekannt, wiederholte Versuche meinerseits, die Sporen zur Keimung zu bringen, mißlangen.

Der Stamm ist 4—5 Fuß hoch, mit Blattbasen bedeckt, die Blätter sind mannslang, 3—4mal gefiedert und dadurch bemerkenswert, daß von jedem Blatte nur die untersten Fiedern fertil sind. Infolge der Reduktion des Laminagewebes und der Größe der Sporangien machen diese fertilen Fiedern den Eindruck kleiner Rebentrauben.



Fig. 445. Thyrsopteris elegans Kze. A Habitus, Original nach einer in Kew angefertigten Photographie. 1—4 Sporangienentwickelung, nach Bower. 1 Längsschnitt eines jungen Sorus, das zweilippige Indusium wird eben angelegt; das älteste Sporangium apikal an der Placenta. 2—4 Weitere Entwickelungsstadien von Sporangien. B, C reife Sporangien, nach Bower.

Die Sori sind marginal, das Indusium später schüsselförmig wie bei *Trichomanes,* anfangs aber zweilippig wie bei *Dicksonia* oder *Hymenophyllum.*

Die Placenta ist, wie bei *Dicksonia,* flach. Das Sporangium ist später unsymmetrisch, indem die der Spitze der Placenta zugewendete Seite stärker wächst, der Ring schief.

Die typische Sporenzahl beträgt 48—64. Ein eigentliches Stomum fehlt, die Dehiszenzstelle variiert, was in Uebereinstimmung ist mit dem

Umstand, daß *Thyrsopteris*, wie aus fossilen Funden hervorgeht, ein alter Typus ist, von welchem nur noch eine Art überlebt.

Von der Anatomie wissen wir nur noch wenig, das Blattbündel gleicht dem der *Dicksonien*.

An *Dicksonia* können wir direkt die

Dennstaedtineaceae

anschließen, mit den Gattungen *Microlepia, Dennstaedtia, Leptolepis* und *Saccoloma*.

Sie sind interessant, weil sie einen Uebergang zwischen den basipetalen Soris der *Gradaten* und dem *Mixtae*-Typus der *Davallien* zeigen.

Die Anatomie steht auf einer niedrigeren Stufe als bei den *Dicksonien*, indem das Blattbündel noch nicht in gesonderte Bündel zerlegt



Fig. 446. Microlepia speluncae. Habitus und Sporangien. 1 Blattstück, nach einem Exemplar in dem Reichsherbarium zu Leiden. 2—4 nach DIELS. 2 Fieder zweiter Ordnung. 3 Fieder dritter Ordnung. 4 Sorus. 7 Längsschnitt eines Sorus, die Ungleichheit der Indusiumlippen zeigend, nach BOWER. 5, 6 Sori von Microlepia hirta KAULF., im Längsschnitt, nach BOWER. Abweichung von der strikt basipetalen Sporangienentwickelungsfolge zeigend.

ist, und nur noch Spuren von Dictyostelie vorhanden sind, vorwiegend sind sie siphonostel, erreichen aber darin eine an die Kompliziertheit von *Matonia* erinnernde Stufe.

Ihre Sori sind, wie bei *Dicksonia*, von einem zweilappigen Indusium umgeben; bei *Microlepia* ist die Sporangienentwickelung im Sorus noch so ziemlich basipetal, aber Unregelmäßigkeiten kommen schon vor, während Zwischenschiebung von Sporangien bei den *Dennstaedtien* schon häufig stattfindet, wodurch die Familie sich den *Mixtae*, speziell *Davallia* unter diesen, nähert.

Auch in anderer Hinsicht nähern wir uns den typischen *Mixtae*, den *Polypodiaceen*, der Annulus ist nämlich, wenn auch noch etwas schief, doch schon fast vertikal.

Bevor wir uns aber den *Mixtae* zuwenden, müssen wir noch eine *Gradaten*-Familie, nämlich die der

Cyatheaceae

besprechen, welche sich von den sonstigen *Gradaten* durch ihre nicht marginalen, sondern superficialen Sporangien unterscheidet.

Es liegt kein Grund vor, anzunehmen, daß diese aus marginalen Soris hervorgegangen seien, denn schon die *Gleicheniaceen* hatten superficiale Sori.

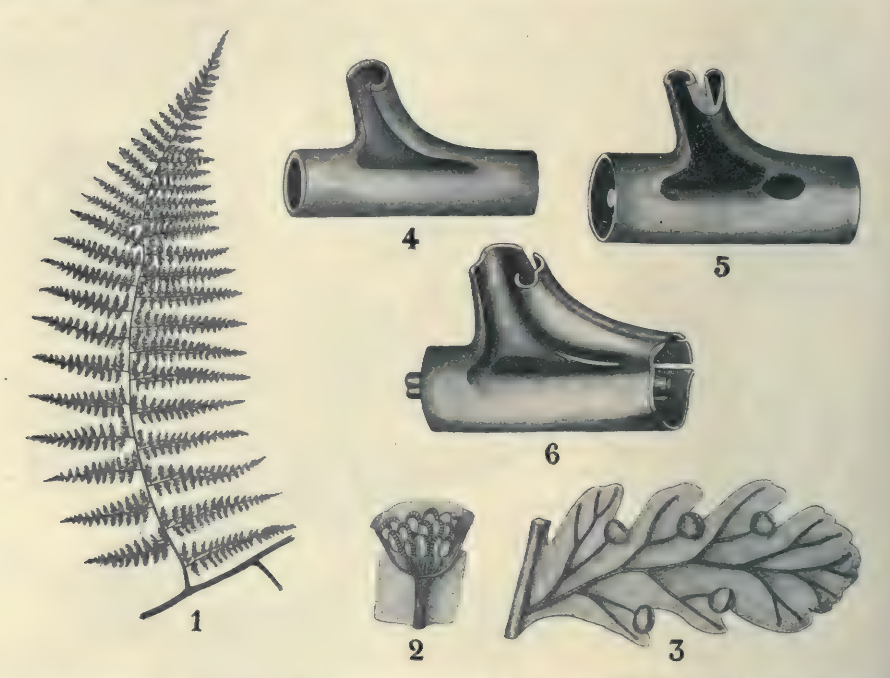


Fig. 447. Dennstaedtia apiifolia. Habitus, Sporangien, Gefäßbündelverlauf. 1 Blattfieder erster Ordnung, nach einem Exemplar in dem Reichsherbarium zu Leiden. 2, 3 Dennstaedtia cicutaria, nach BAKER. 2 Längsschnitt eines Sorus. 3 Fertiles Fiederchen. 4—6 Anatomie, nach GWYNNE-VAUGHAN. 4 D. punctiloba. Diagramm des Rhizoms, einen Knoten mit der Basis einer Blattspur zeigend. 5 Dasselbe von D. apiifolia. 6 Dasselbe von D. rubiginosa.

Zu den *Cyatheaceen* gehören die Baumfarne, *Alsophila*, *Hemitelia* und *Cyathea*, während die kleineren *Onoclea*, *Sphaenopteris* und *Diacalpe* vermutlich auch in diese Familie oder in deren Nähe gehören.

Die Sori zeigen basipetale Sporangienentwickelung. *Alsophila* hat kein Indusium, bei *Hemitelia* ist es unvollständig und schuppenförmig, bei *Cyathea* schüsselförmig.

In anatomischer Hinsicht sind sie, mit Ausnahme der amphiphloisch siphonostelen *Alsophila pruinata*, dictyostel, bisweilen sehr kompliziert, wie wir das früher bei *Cyathea Imrayana* besprochen haben (vergl. Fig. 19, S. 34).

Interessant ist es noch, daß bei vielen *Alsophila*-Arten die gedornte Rhachisbasis nach dem Abfallen Adventivknospen bilden kann, und

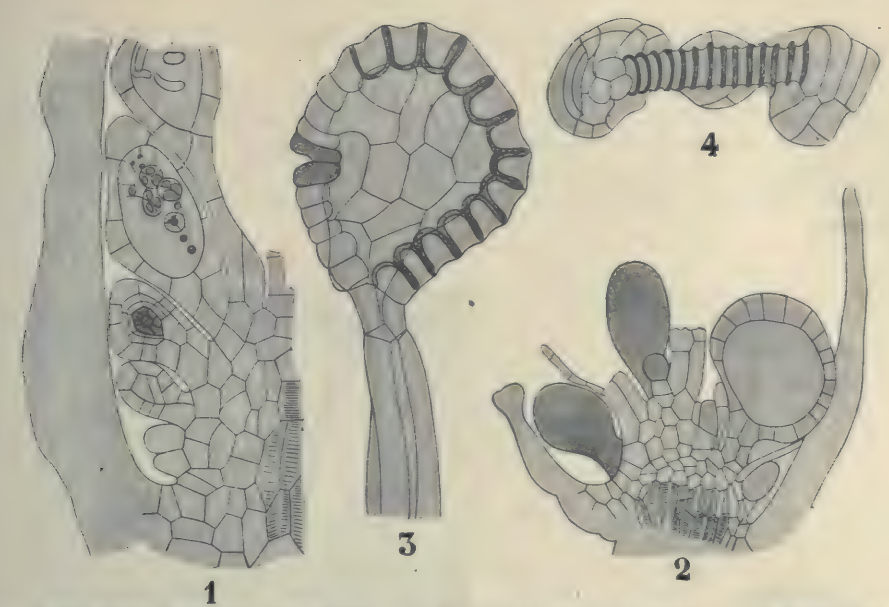


Fig. 448. Sporangienentwickelung von Dennstaedtia apiifolia, nach BOWER, die basipetale Entwickelungsfolge der Sporangien zeigend. 1 Sorus mit rein basipetaler Entwickelungsfolge. 3 Aufspringendes Sporangium derselben, den sehr wenig schiefen Annulus zeigend. 2, 4 D. rubiginosa KAULF. 2 Sorus, zeigend, daß die Entwickelungsfolge zunächst basipetal war, später aber gemischt wurde. 4 Aufgesprungenes Sporangium desselben, zeigend, daß der Annulus beiderseits vor der Insertionsstelle des Stieles aufhört.



Fig. 449. Cyathea. Habitus, Blätter, Stammstück. 1—3 Cyathea sinuata HOOK., nach HOOKER. 1 Habitus. 2 Teil eines fertilen Blattes. 3 Teil einer fertilen Blatthälfte mit Aderung und Soris. 4 Blattfieder von Cyathea patens, nach KARSTEN. 5 Stammspitze von Cyathea petiolulata, nach KARSTEN.

daß die Stämme der *Cyatheaceen* vielfach mit einer dichten Schicht kurzer Adventivwurzeln bedeckt sind.

Gegen Verwesung sind sie sehr resistent; auf dem Pengalenganplateau auf Java gibt es einen See, der vor vielen, vielen Jahren durch Ueberschwemmung entstanden ist, und aus welchem noch stets die abgestorbenen Baumfarnstämme hervorragen, sie zeigen, wie aufrechte fossile *Sigillaria*-Stämme mit ihren Stigmarien bewahrt geblieben sein können.

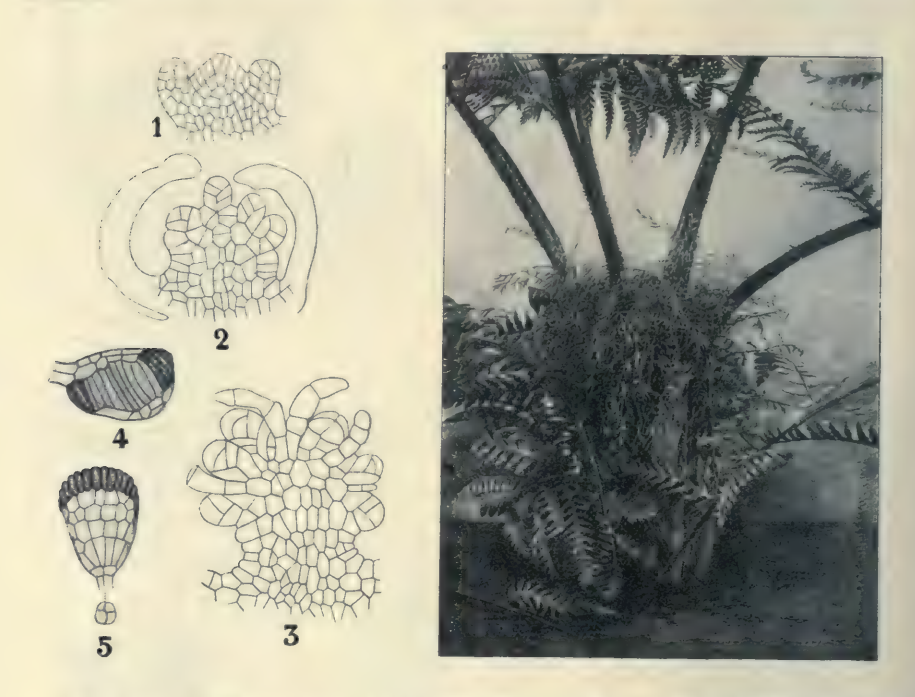


Fig. 450. I. Hemitelia capensis (rechts). Habitusbild, die Aphlebien auf der Rhachis der Blätter zeigend, nach einer in Kew aufgenommenen Photographie. II. Sporangienentwickelung von Alsophila und Cyathea, nach BOWER. 1, 2 Cyathea dealbata Sw. 1 Längsschnitt eines sehr jungen Sorus, die Anlage der Placenta und des Indusiums zeigend. 2 Aelteres Stadium, die basipetale Entwickelungsfolge der Sporangien zeigend. 3 Alsophila atrovirens. Junger Sorus, geringe Andeutung einer basipetalen Entwickelungsfolge der Sporangien zeigend. 4, 5 Sporangien von Alsophila excelsa, unterhalb Fig. 5 ein Querschnitt des Sporangiumstiels.

Auch das Vorkommen sogenannter Aphlebien ist interessant. Es sind dies sehr dünne, stark metamorphosierte unterste Fiedern (Fig. 450, I), mit Unrecht oft Adventivfiedern genannt, welche wohl dazu dienen, Wasser festzuhalten und bei den fossilen Farnen häufiger zu sein scheinen als bei rezenten. Sie wurden bei den Fossilien oft als parasitische *Hymenophyllaceen* beschrieben.

Was die Abstammung der *Cyatheaceen* betrifft, so meint BOWER, sie am besten von *Gleicheniaceen* ableiten zu können, neben welchen sie schon im Jura vorkamen.

Zweiundvierzigste Vorlesung.

Die Polyciliaten.

III. Die Filicales.

d) Die Leptosporangiaten. V.

So sind wir dann bei den

Mixtae

angelangt, von welchen wir die *Davalliaceae* direkt an die *Dennstaedtineen*, *Woodsia* an *Onoclea,* d. h. also an die *Cyatheaceen* anschließen können.

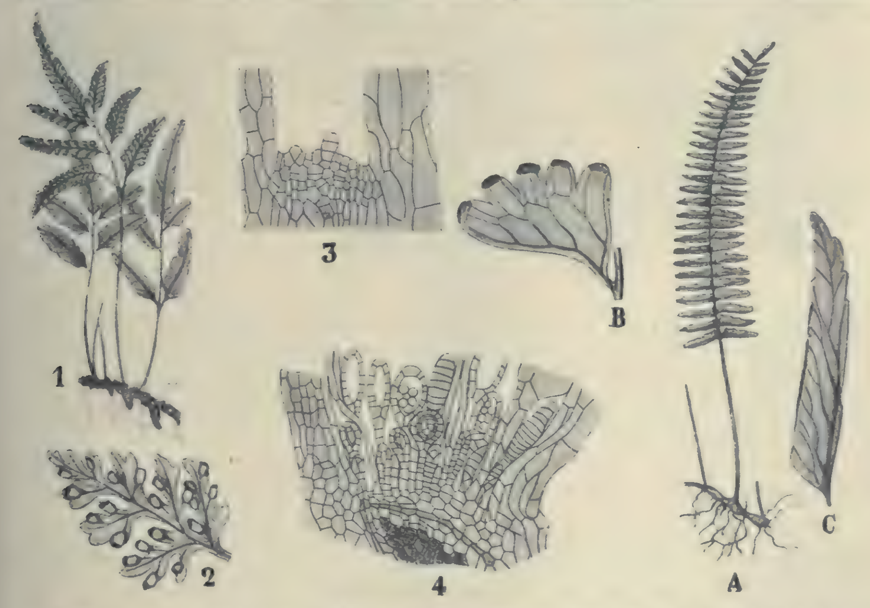


Fig. 451. I. Davallia. Habitus und Sporangienentwickelung. 1 Davallia pentaphylla Bl., nach Diels. 2 Davallia canariensis Sm., Fieder dritter Ordnung mit Aderung und Soris, nach Diels. 3, 4 Davallia Griffithiana Hk., nach Bower. 3 Junger Sorus, im Längsschnitt, die ersten Anlagen der Sporangien zeigend. 4 Alter Sorus, junge und alte Sporangien gemischt zeigend. II. Lindsaya. A—C nach Diels. A, C Lindsaya dubia Spreng. A Habitus. C Blattfieder mit Sorus. B L. davallioides Bl.

Auch unter den *Mixtae* gibt es Formen mit marginalen, andere mit superficialen Soris, aber nicht alle superficiale *Mixtae* dürfen von superficialen *Gradaten*, von *Cyatheaceen* also, abgeleitet werden; sicher gibt es marginale Formen, welche nachträglich superficial geworden sind. So läßt sich das superficiale Genus *Cystopteris* sicher besser von der marginalen *Dennstaedtia-Davallia*-Reihe als von den superficialen *Cyatheaceen* ableiten.

Fangen wir also unsere Besprechung der *Mixtae* mit der Familie der

Davalliaceen

an. Das Genus *Davallia*, wie es in HOOKERS Synopsis Filicum begrenzt ist, umfaßt eine Anzahl verschiedener Formen, welche von anderen vielfach zu verschiedenen Gattungen gebracht werden.



Fig. 452. I. Pteris. 1 Pteris longifolia L., Habitus, nach DIELS. 2, 3 Pteris aculeata SW., nach BAKER. 2 Fieder. 3 Teil einer Fieder mit Sorus und aufgeklapptem Indusium. 4 Pteris elata var. Karsteniana. Diagramm des Gefäßbündelverlaufes an der Insertionsstelle eines Blattes, nach GWYNNE-VAUGHAN. An der Vorderseite ein Stück herausgeschnitten, um das Innere zu zeigen. II. Adiantum. A Adiantum pedatum L., Blatt, nach DIELS. B Adiantum Parishii HOOK., Habitus, nach HOOKER. C Unterseite eines Blattes desselben, nach HOOKER. D, E Adiantum capillus veneris L., Teile einer fertilen Fieder, nach DIELS. Bei E der fertile Lappen aufgeklappt, um die Sporangien zu zeigen.

Wir haben schon *Microlepia* mit seiner der Hauptsache nach basipetalen Sorusentwickelung ausgeschlossen und bei den *Dennstaedtineen* untergebracht, und das zeigt, daß es zwischen *Gradaten* und *Mixtae* keine scharfe Grenze gibt.

Die Arten: *D. Griffithiana* HOOK., *D. pyxidata* CAR., *D. canariensis* SMITH, *D. solida* SWARTZ und *D. divaricata*, alle zur Sektion *Eudavallia* gehörend, wurden von BOWER untersucht und zeigten sämtlich Sporangien verschiedenen Alters untermischt und einem flachen Receptaculum aufgesetzt.

Es sind dies also echte *Mixtae*, welche ihre Sporangien durch ihre langen Stiele in den Stand setzen, die Sporen auszustreuen, und bei welchen also die erhöhte Placenta überflüssig geworden ist.

Dieselbe Struktur zeigen alle anderen Sektionen von *Davallia*, so daß wir in diesem Genus einen echten Repräsentanten der *Mixtae* vor uns haben, der einerseits mittels *Microlepia* an die *Gradaten* sich anschließt, andererseits durch seine marginalen Sori einen natürlichen Ausgangspunkt für die marginale Gruppe der *Mixtae*, für die *Pterideen* mit Gattungen wie *Lindsaya*, *Pteris*, *Pellaea* und *Adiantum* bildet.

Auch die Anatomie ist mit dieser Auffassung im Einklang. Es handelt sich um amphiphloisch siphonostele Formen, welche dictyostel oder polyzyklisch geworden sind, d. h. innerhalb der ersten Siphonostele noch eine zweite haben, um dem gesteigerten Wasserbedürfnis genügen zu können.

Wir sehen also, daß die *Mixtae* mit marginalen Soris, die *Pterideae* PRANTLS, eine natürliche Gruppe monophyletischen Ursprungs bilden, welche mittels der *Davalliaceen* leicht von den *Gradaten* abgeleitet werden kann.



Fig. 453. I. Davallia. B Davallia hymenophylloides. Habitus nach einem Exemplar im Leidener Herbarium. A Pinnula, nach HOOKER. II. Cystopteris. 1 Cystopteris fragilis, Habitus nach einem Exemplar im Leidener Herbarium. 2 Pinnula einer tasmanischen Form derselben. 3 Sorus desselben vergrößert, beide nach HOOKER. III. Aspidium Morei (HOOK.) CHRIST., nach DIELS. X Segment zweiter Ordnung. Y Teil des Blattrandes mit Sori.

Nicht so die *Mixtae* mit flächenständigen Soris, die sogenannten

Polypodiaceae

und die *Aspidieae* und *Asplenieae* von PRANTL. Diese sind wenigstens triphyletisch, ein Teil von den *Cyatheaceen*, ein Teil von den *Matoniaceen* und ein Teil von der *Dennstaedtiaceen-Davalliaceen*-Reihe herzuleiten.

Fangen wir mit dem letzten Teile an.

Von den *Davalliaceen* läßt sich leicht das superficiale Genus *Cystopteris* herleiten unter der Annahme, daß der Sorus vom Rande nach der Mitte der Blattunterseite hin verschoben worden ist.

Bower macht klar, wie das nach und nach geschehen sein mag. Während das Indusium gewisser *Davallien* noch ziemlich gleichmäßig zweilippig ist, gibt es andere, bei denen die eine Lippe größer ist als die andere, und in der Sektion *Leucostegia* stellt sich die eine Lippe als eine Fortsetzung des Blattzipfels dar, während die andere anscheinend ein schüsselförmiges in einiger Entfernung vom Rande inseriertes Indusium ist.

Cystopteris hat nun ein Indusium von gleicher Form wie das von *Davallia*, Sektion *Leucostegia*, und wir können uns die auch älteren Systematikern aufgefallene Uebereinstimmung zwischen diesen Gattungen am besten erklären durch die Annahme, daß *Cystopteris* aus *Davallia*-artigen Formen entstanden sei durch stärkeres Auswachsen des Blattrandes und

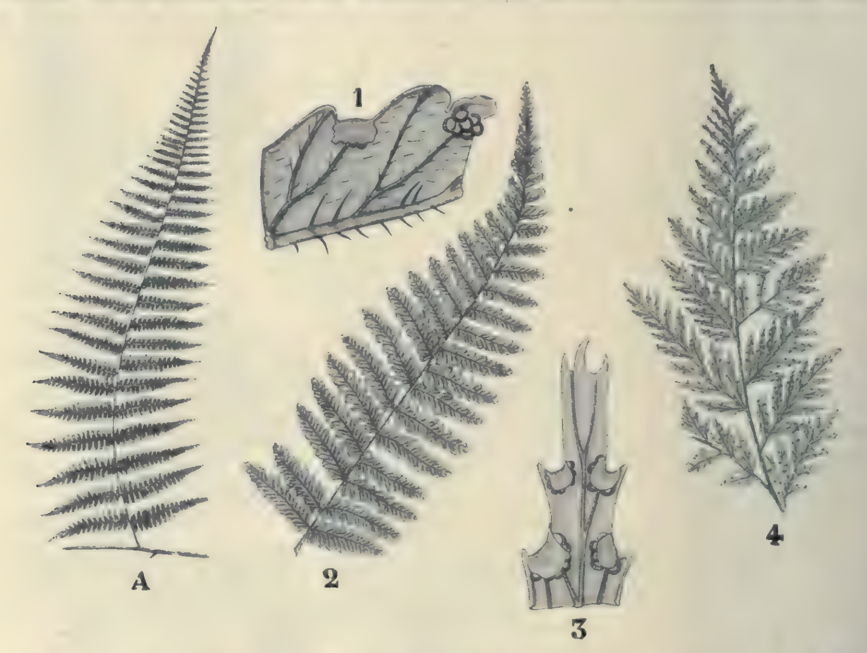


Fig. 454. Hypolepis und Polypodium. A Polypodium punctatum Thunb. nach einem Exemplar des Leidener Herbar. 1—4 Hypolepis. 1 H. repens Presl. Segment mit Aderung und Soris, nach Baker. 2 H. tenuifolia Bernh., Fieder I. 3 Teil eines Segmentes von H. Schimperi (Kze.) Hook. 4 Untere Fieder I desselben. 2—4 nach Diels.

dadurch verursachte oberflächliche Sorusinsertion; das sogenannte unterständige Indusium dieses Genus spricht gewiß für diese Annahme.

Von *Cystopteris* können wir dann vielleicht weiter die *Aspidieae* ableiten, von denen einige noch ein unterständiges Indusium haben, andere aber ein zentral angeheftetes, dessen Ableitung von einem unterständigen Indusium noch nicht ungezwungen möglich ist. Ein anderes Genus der *Mixtae*, das vermutlich aus marginalen Formen und zwar aus *Dennstaedtineen* entstanden ist, ist *Hypolepis*, ein Genus, welches von Kühn und Prantl noch zu den *Dennstaedtineen* gerechnet wird, jedoch eine echte *Mixta* ist.

Die Sori stehen noch marginal, aber *Hypolepis* zeigt so enge Verwandtschaft zu gewissen Polypodien, z. B. zu *P. punctatum* Thunb., daß Grisebach von letzterem schon sagte „very closely related to

Euhypolepis" und wir also *Polypodium* und andere *Polypodieae* wohl als eine in den *Dennstaedtineen* wurzelnde Entwickelungsreihe betrachten dürfen.

Während wir also gewisse superficiale *Mixtae* von marginalen *Gradaten* herleiten können, ist dies bei anderen nicht wohl möglich.

Wahrscheinlich ist es besser, Genera wie *Woodsia* an die *Cyatheaceen* anzuschließen, aber dies ist zumal wegen Fehlens von anatomischen Daten noch sehr unsicher. Daß aber ein Zweig von den *Cyatheaceen* zu den *Mixtae* und speziell zu den *Polypodiaceen* verläuft, zeigt *Onoclea*, dessen Sorus zwar basipetal und von *Cyatheaceen*-Charakter ist, dessen Sporangien aber typische *Polypodiaceen*-Sporangien sind. Ist es aber noch

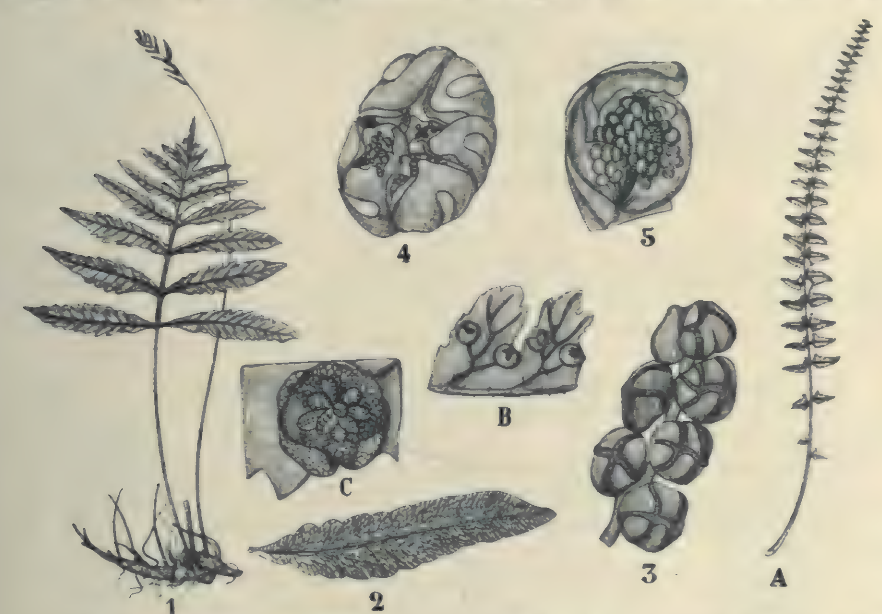


Fig. 455. I. Onoclea. 1—5 Onoclea sensibilis L. 1—2 nach DIELS, 3—5 nach BAUER. 1 Habitus. 2 Sterile Fieder. 3 Fertile Fieder I. 4 Fertile Fieder II. 5 Sorus mit Indusium. II. Woodsia. A W. polystictoides EAT., Blatt, nach DIELS. B W. elongata HOOK., Teil des fertilen Blattes nach HOOKER. C W. obtusa TORR., Sorus, nach BAUER.

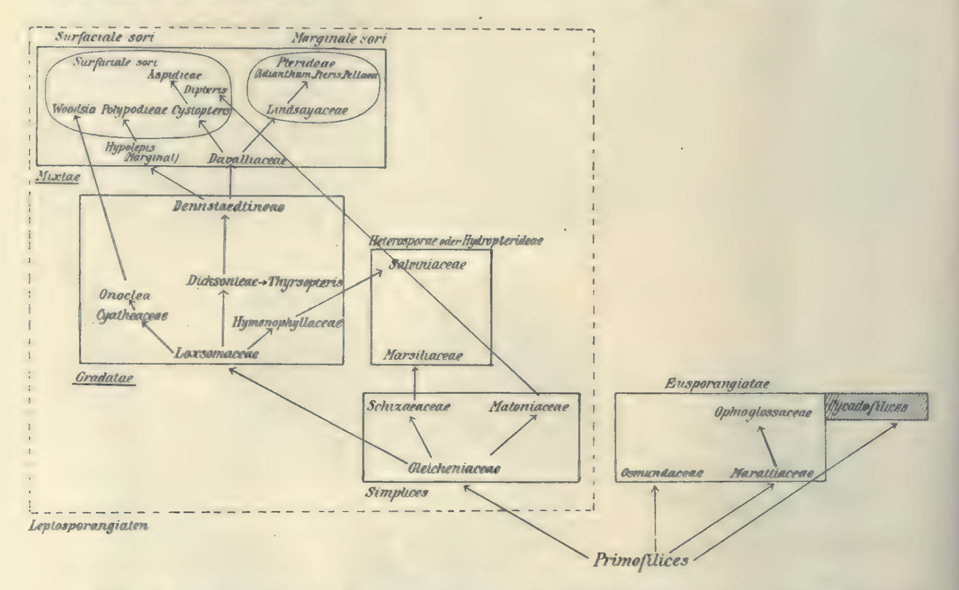
sehr unsicher, wie dieser Anschluß stattgefunden hat, so ist wohl kaum zu leugnen, daß das Genus

Dipteris,

wie SEWARD nachwies, von den *Matonien* hergeleitet werden muß. Es ist dies ein z. B. auf Java nicht seltener Farn, der früher zu den *Polypodiaceen* gebracht wurde, aber, wie SEWARD nachwies und bei ihm im Detail nachgegangen werden mag, sowohl in der Blattmorphologie wie in der Anatomie mancherlei Beziehungen zu *Matonia* zeigt.

So dürfen wir also ruhig annehmen, daß die superficialen *Mixtae* einen polyphyletischen Ursprung haben. Wievielstämmig sie sind, läßt sich augenblicklich nicht sagen, da wir von den meisten Gattungen sowohl bezüglich der Anatomie wie der Sorusentwickelung noch viel zu wenig wissen. Von einer phylogenetischen Behandlung der *Mixtae*

muß denn auch abgesehen werden; folgender Stammbaum, hauptsächlich nach Bower, mag als ein Versuch gelten, das jetzt Bekannte in kurzer Darstellung herzustellen.



Die sehr berechtigten Fragezeichen sind fortgelassen, da es meines Erachtens selbstverständlich ist, daß in Stammbäume überall Fragezeichen hingehören.

Bevor wir nun die *Leptosporangiaten* verlassen, will ich noch etwas sagen über deren Biologie und Prothalliumbau.

Selbstverständlich müssen wir uns hier auf wenige Worte beschränken.

Interessant ist bei vielen Formen die Blattdimorphie, welche wir schon wiederholt bei Besprechung der Sporophylle hervorhoben.

Bei vielen epiphytischen Arten sind auch die vegetativen Blätter den Lebensbedingungen angepaßt, sei es, daß diese, wie die von *Drymoglossum,* bloß als Wasserreservoirs Dienste erweisen, sei es, daß sie, wie die von *Polypodium pleuridioides* (Fig. 458), durch Auffangen der aus der Krone des Baumes, auf dem sie leben, herunterfallenden Blätter Humus sammeln, sei es, daß sie, wie *Platycerium* (Fig. 457, 1), diesen Humus nicht nur sammeln, sondern ihm auch mittels der dieser Masse angepreßten Blätter Wasser entnehmen.

Sehr eigentümlich sind die dicken Schleimhüllen der Blätter von *Nephrodium callosum* Bl. (Fig. 459) und die speziellen Atmungsorgane dieser Blätter. Die jungen, schlangenähnlich gebogenen Blätter dieser Pflanzen sind mit einer 1 cm dicken Schleimschicht überzogen, von einer Konsistenz, welche bewirkt, daß das Ganze sich etwa wie ein Aal anfühlt.

Diese Schleimschicht bekleidet das ganze junge Blatt und bildet an dessen herunterhängender Spitze einen dicken Tropfen. Sie wird von pfriemenförmigen Organen, sogenannten Aerophoren, durchbrochen, welche zumal auf der eingerollten Blattspitze auffallen, da dort die Fiedern dicht gedrängt stehen und jede Fieder an ihrer Basis einen derselben trägt. Sie dienen, wie die Aerophoren von *Jussiaea,* zur Sauerstoffaufnahme.

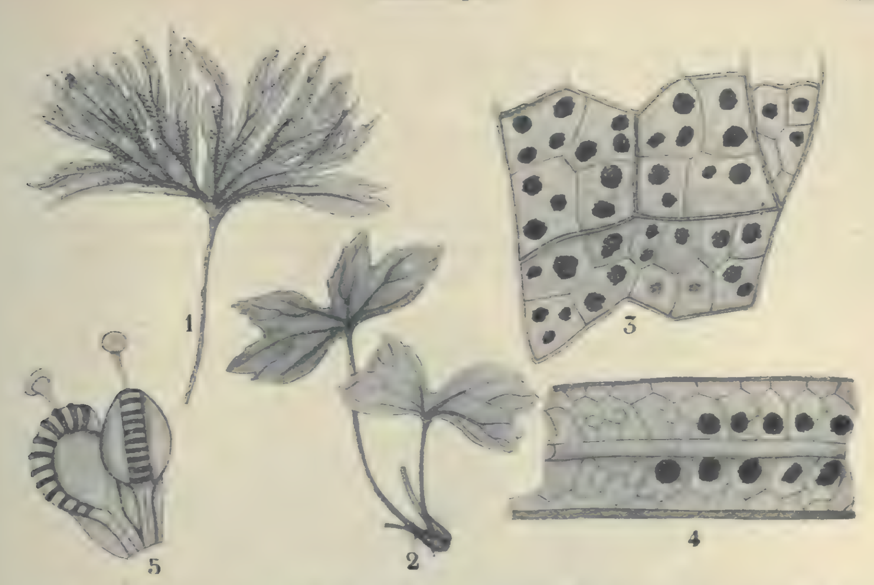


Fig. 456. Dipteris. 1—4 Dipteris conjugata (KAULF.) REINW. 1 Blatt einer erwachsenen Pflanze, nach KUNZE. 2 Habitusbild einer jungen Pflanze, nach DIELS. 3 Unterseite eines fertilen Blattes mit Aderung und Soris nach KUNZE. 5 Sporangien und Paraphysen, nach KUNZE. 4 Dipteris Lobbiana (HOOK.) MOORE. Teil eines fertilen Segmentes mit Aderung und Soris nach DIELS.



Fig. 457. Blattdimorphie bei Farnen, nach V. WETTSTEIN. 1 Platycerium Willinki. Nischenblätter, dem Stamme angedrückt, und assimilierende Blätter. 2 Rhipidopteris foeniculacea, links ein steriles, rechts ein fertiles Blatt. 3 Drymoglossum carnosum. 4 Niphobolus serpens. 5 Drymaria quercifolia, zwei Nischenblätter und ein Sporophyll. 6 Onoclea struthiopteris. 1 nach GÖBEL, 2 nach HOOKER und GREVILLE, 3 nach DIELS (modifiziert), 4 nach HOOKER und GREVILLE, 5 nach V. WETTSTEIN, 6 nach DIELS (modifiziert).

Die Entstehung dieser Eigentümlichkeiten wurde von Kühn (Flora 1889) untersucht. Der Schleim wird von den kugeligen Endzellen verzweigter oder unverzweigter Drüsenhaare, welche den jungen Blattstiel und dessen Fiedern bedecken, ja sogar auf Stiel und Wand der Sporangien vorkommen, gebildet und dient wahrscheinlich zum Schutze der zarten jungen Organe.

Die Aerophoren bestehen aus einem sehr schwammigen, von einer mit zahlreichen Spaltöffnungen versehenen Epidermis überzogenen Gewebe und sind also zur Sauerstoffaufnahme besonders geeignet.



Fig. 458. Polypodium pleuridioides, Habitus, nach Lotsy.

In bezug auf die

Prothallien

der *Leptosporangiaten* sei zunächst bemerkt, daß sie keineswegs alle die Herzform besitzen, welche allein meistens in den Lehrbüchern abgebildet wird.

Mit Recht bemerkt Göbel, daß bei vielen Farnen die für die Prothallien eigentlich charakteristische Form meistens gar nicht auftritt, weil das Prothallium infolge der Produktion eines Embryos vielfach schon zu wachsen aufhört, bevor diese Form erreicht wurde.

So sind die Prothallien von *Osmunda* scheinbar wie die der *Polypodiaceen* herzförmig, aber diese Form ist bei den *Osmunda*-Arten bloß eine Jugendform.

Werden sie nicht durch frühzeitige Embryobildung an ihrer Entwickelung gehindert, so wachsen sie zu der für sie charakteristischen Bandform aus, gleichen zum Verwechseln gewissen Lebermoosen, erreichen eine Länge von über 4 cm und bleiben jahrelang am Leben, während das der Speicherung von Reservesubstanz dienende Gewebspolster an der Unterseite sich als Mittelnerv darstellt.



Fig. 459. Nephrodium callosum, nach LOTSY.

Auch die *Cyatheaceen*-Prothallien schließen öfters infolge frühzeitiger Embryobildung ihre Entwickelung vorzeitig ab.

Für die gut entwickelten Prothallien sind hier borstenförmige Zellplatten charakteristisch, welche an beiden Seiten des Thallus, bei der *Dicksoniacee Balantium* sogar auch am Rande auftreten; diese fehlen unvollständig entwickelten Exemplaren völlig. Auch können sich die *Cyatheaceen*-Prothallien verzweigen.

Sogar unter den *Polypodiaceen* gibt es Arten, deren Prothallien von der üblichen Herzform abweichen. So haben gewisse epiphytische *Polypodien,* z. B. *P. obliquum,* bandförmige Prothallien, welche kein ununter-

brochenes Gewebepolster an der Unterseite bilden, sondern nur dort mehrschichtig werden, wo Archegonien auftreten.

Auch bei den *Vittarien* fanden wir keine herzförmigen, sondern gelappte Prothallien, welche dadurch entstehen, daß an ursprünglich ganzrandigen Zellplatten mit Randwachstum an gewissen Stellen das Wachstum aufhört, während es an anderen anhält.

Die fadenförmigen Prothallien von vielen *Hymenophyllaceen* haben wir schon besprochen.

Gewisse Arten bilden an ihren Prothallien ein als Wasserreservoir fungierendes Knöllchen, das die Geschlechtsorgane trägt, so z. B. *Anagramme chaerophylla* und *Gymnogramme leptophylla*. Dieses Knöllchen

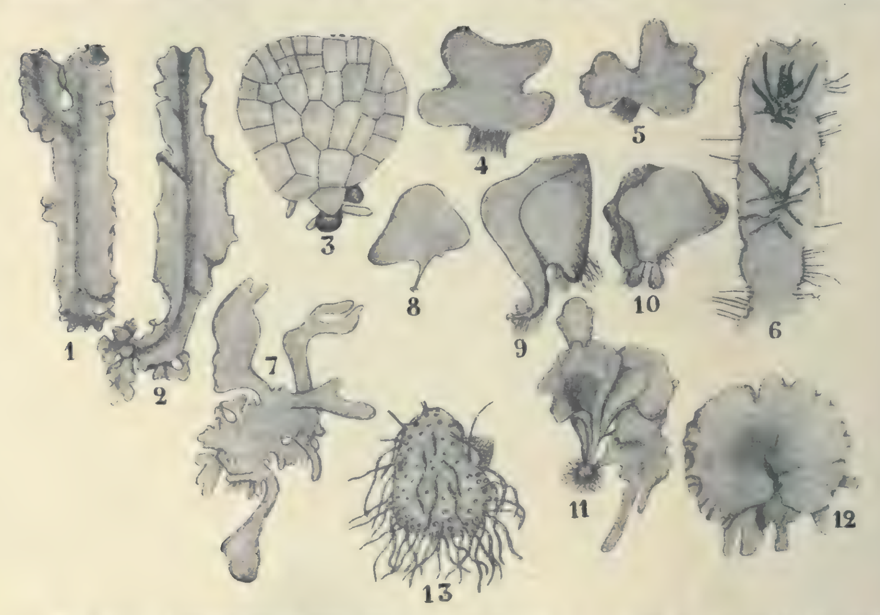


Fig. 460. Verschiedene Typen von Farnprothallien. 1, 2 Osmunda regalis, nach GÖBEL, 2 mit Adventivsprossen an der Basis. 3—5 Hemitelia (Amphicosmia) Walterae, nach GÖBEL, 3 ganz junges Prothallium. 4—5 Prothallien mit 2 Vegetationspunkten. 6 Polypodium obliquatum von unten, nach GÖBEL. Am Rande Borsten und Rhizoide. Auf der Unterseite 2 Gruppen von Archegonien, von Rhizoiden umgeben; nur an diesen Stellen ist das Prothallium mehrschichtig. 7 Vittaria spec. nach GÖBEL. 8—10 Anogramme chaerophylla mit Knöllchen, nach GÖBEL. 13 Knöllchen, aus welchem rechts eine neue Prothalliumfläche entspringt. 11, 12 Gymnogramme leptophylla, nach GÖBEL, 12 von oben gesehen.

dringt in den Boden ein, und wir können uns vorstellen, wie die *Lycopodien* ursprünglich ähnliche Prothallien gehabt haben, welche durch fortschreitende Reduktion der Lappenkrone ihre jetzige Form erhielten. Es ließe sich von den Farnprothallien noch weit mehr sagen, mir lag nur daran, die sich in den Lehrbüchern breitmachende Herzform in ihre Schranken zurückzuweisen.

Schließlich sei noch nachträglich die Aufmerksamkeit gelenkt auf zwei sehr schöne Aufsätze YAMANOUCHIS, zunächst auf einen in der Bot. Gaz., 1908, Vol. XLV, p. 146, Spermatogenesis, Oogenesis and Fertilization in Nephrodium, in welchem er nachweist, daß der Spermanucleus

in unveränderter Form in den Einucleus eindringt und erst langsam mit ihm verschmilzt.

Dann auf einen Aufsatz in der Bot. Gaz., 1907, Vol. XLIV, p. 142 bis 146, in welchem er nachweist, daß bei *Nephrodium molle* eine eigentümliche

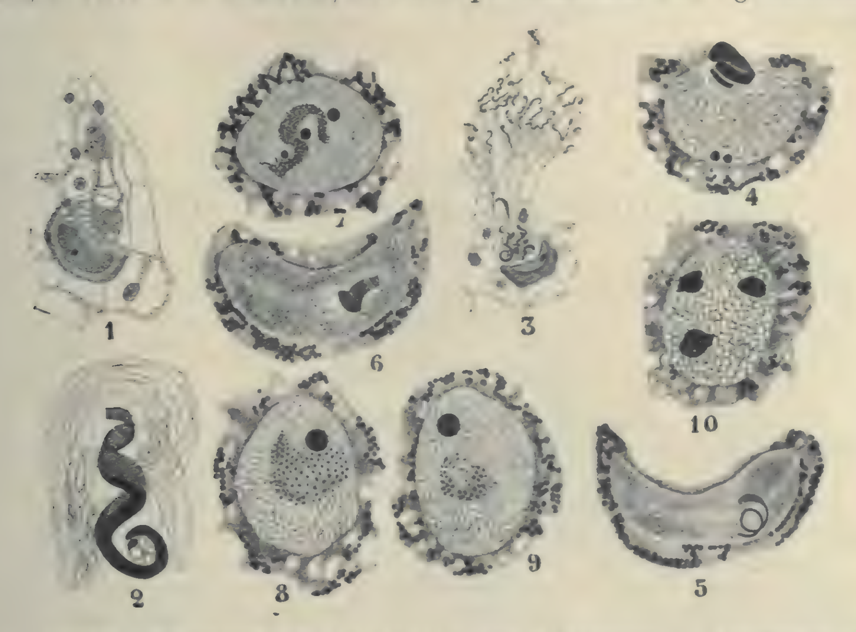


Fig. 461. Befruchtung bei Nephrodium nach YAMANOUCHI. 1 Archegonium mit geöffnetem Halse. Kanalzellen in Degeneration. 2 Spermatozoon, in der Blase ist der Nebenkern sichtbar. 3 Spermatozoen, in das Archegon eintretend. 4 Ein Spermatozoon in den Eikern eintretend. 5—6 Zwei Schnitte durch denselben Eikern mit eingetretenem unveränderten Spermatozoon. 7 Anfang der Lockerung des Spermatozoons. 8—10 Verschmelzung von Spermanucleus und Einucleus.

Form von Apogamie vorkommt, bei welcher aus einer nicht fusionierenden Prothalliumzelle ein Sporophyt mit bloß x-Chromosomen in seinen Zellen hervorgehen kann. Damit können wir uns von den *Leptosporangiaten* verabschieden und uns den *Eusporangiaten* zuwenden.

Dreiundvierzigste Vorlesung.

Die Polyciliaten.

III. Die Filicales.

e) Die Eusporangiaten.

Zu den

Eusporangiaten

gehören zwei große Gruppen, die *Marattiales* und die *Ophioglossales*.

Erstere tragen ihre Sporangien auf der Unterseite von Blättern, welche von den vegetativen nicht formverschieden sind, und besitzen autotrophe Prothallien. Letztere haben ihre fertilen Blätter in einen sterilen und fertilen Teil gesondert und letzterer ist vom ersteren sehr formverschieden, während ersterer den vegetativen Blättern ähnlich ist.

Der fertile Blattlappen kann einfach oder verzweigt sein und die Sporangien entweder an der Oberfläche oder eingesenkt tragen. Ihre Prothallien sind unterirdische Saprophyten.

Fangen wir mit der Besprechung der

Marattiales

an. Es sind dies im allgemeinen große Farne; so produziert *Angiopteris* z. B. Stämme von fast Meterhöhe und etwa ebensogroßer Dicke mit mehreren Meter langen Blättern, in der Weise wie untenstehende Fig. 462 zeigt.

Mit wenigen Ausnahmen wächst der Stamm aufrecht und ist dicht mit Blättern bedeckt. Die Blätter tragen an ihrer Basis zwei Stipulae, welche meistens durch eine Kommissur verbunden sind (Fig. 462, 2). Oberhalb dieser Stipulae wird schließlich eine Trennungsschicht gebildet, die die Blätter abwirft, so daß die älteren Stammteile von den inzwischen verholzten Stipulae bekleidet werden.

Aber auch nach dem Abfallen der Blätter bleiben die Stipulae am Leben und können sogar Adventivknospen bilden.

Die Stipulae sind meistens ganzrandig, abgerundet, bisweilen aber kommen fiederig zerschlitzte vor, welche einem jungen Farnblatte sehr ähnlich, nur braun statt grün und viel derber sind; schöne Exemplare davon besitzt der Glasnevin Botanische Garten in Dublin an *Marattia Cooperiana*.

Die Wurzeln entspringen meistens dicht unter dem Vegetationspunkt und wachsen, bevor sie hervortreten, eine Strecke in der Rinde und in den Blattbasen hinunter; sie verzweigen sich, nachdem sie in den Boden eingedrungen sind, monopodial.

Die Blätter, welche meistens gefiedert sind — nur bei *Kaulfussia* gibt es fingerförmig geteilte Blätter — haben an den Basen ihrer Fiedern gelenkartige Verdickungen, genau so, aber kleiner wie der Pulvinulus an der Basis der Rhachis des ganzen Blattes.

Die Sporangien stehen an der Unterseite der Blätter; bei *Angiopteris* sind die Sporangien eines jeden Sorus frei, bei den übrigen Gattungen sind sie zu Synangien verschmolzen, also genau dieselben Typen wie bei den *Botryopterideen*. Jedes Sporangium für sich betrachtet ist massiver als bei den *Leptosporangiaten*. Bei *Angiopteris* ist ein Annulus vorhanden, bei den synangialen Gattungen nicht. Meines Erachtens sind die synangialen Gattungen durch Verschmelzung freier Sporangien, wie wir solche noch bei *Angiopteris* antreffen, entstanden, nicht umgekehrt die freien kleineren Sporangien durch Septierung aus großen hervorgegangen.

Fig. 462. Angiopteris evecta. 1 Senkrechter Längsschnitt des Stammes einer jungen Pflanze, nach GÖBEL. 2 Basis eines Blattstiels mit zwei Nebenblättern, welche an der Grenze der Vorderflügel (links) und der Hinterflügel, welche den Blattstiel umfassen, durch eine Kommissur verbunden sind, nach GÖBEL. 3 Stele einer jungen Pflanze mit Blattlücken, nach FARMER und HILL. 4 Habitus nach BITTER.

Damit soll aber keineswegs gesagt sein, daß die Synangien der *Marattiales* durch Verschmelzung von Leptosporangien entstanden seien, und daß die *Eusporangiaten* also von den *Leptosporangiaten* abgeleitet werden müssen, im Gegenteil: *Leptosporangiaten* und *Eusporangiaten* sind meines Erachtens divergierende, aus den *Botryopterideen* hervorgegangene Entwickelungsreihen.

Daß das Synangium ein Verschmelzungsprodukt ist, folgt meines Erachtens auch daraus, daß z. B. bei den synangialen *Marattien* jedes

Fach des Synangiums sich in derselben Weise öffnet, als ob es ein gesondertes *Angiopteris*-Sporangium wäre.

Will man also die Verschiedenheiten zwischen *Eusporangiaten* und *Leptosporangiaten* definieren, so muß man nicht ein *Marattialen*-Synangium mit einem Eusporangium vergleichen, sondern zum Vergleich das *Angiopteris*-Sporangium und das Sporangium eines *Leptosporangiaten* wählen. Der typische Unterschied zwischen diesen beiden ist nun der, daß bei den *Leptosporangiaten* das ganze Sporangium das Produkt einer einzigen Epidermiszelle ist, während bei den *Eusporangiaten* die Sporangien aus einer Wucherung der Blattoberfläche entstanden sind, an welcher eine Anzahl auch tiefer gelegener Zellen teilnehmen; der wesentliche Teil, das Archespor, entsteht sogar aus subepidermalen Zellen.

Die *Marattialen*-Prothallien haben im allgemeinen die Form der *Polypodiaceen*-Prothallien, sind aber langlebig und massiver, während die Geschlechtsorgane hier nicht, wie bei den *Leptosporangiaten,* an der Oberfläche stehen, sondern eingesenkt sind.

Der Embryo steht aufrecht und durchbohrt später das Prothallium, aus dessen Oberseite er hervortritt; die Archegonien stehen nämlich an der Prothalliumunterseite. Die Blätter sind, so wie die der *Leptosporangiaten,* in der Jugend eingerollt und werden von den Stipulae eingehüllt.

Auf diese Dinge kommen wir später mehr detailliert zurück, es genügte augenblicklich, die Gruppe kurz zu charakterisieren.

Es mag noch etwas über das Alter der Gruppe hinzugefügt werden. Die geographische Verbreitung der jetzigen Gattungen zeigt deutlich, daß wir es mit Resten einer früher viel größeren Gruppe zu tun haben, und bis vor kurzem meinte man, daß man auch einen Zeitabschnitt angeben könnte, das Karbon, in dem die *Marattiaceen* in später ungekanntem Reichtum an Zahl und Formen vorhanden waren. Wir wissen jetzt aber, daß ein großer Teil derjenigen Reste, welche früher für *Marattiaceen* gehalten wurden, in der Tat zu den *Cycadofilices* gehören, ein Irrtum, der um so verständlicher ist, als eine rezente *Cycadee, Stangeria paradoxa,* in sterilem Zustande als ein Farn beschrieben worden ist.

Deswegen darf man aber nicht ins andere Extrem geraten und meinen, daß sich wahrscheinlich alle bis jetzt als *Marattialen* betrachteten Karbonreste als den *Cycadofilices* angehörig entpuppen werden; dagegen spricht die anatomische Struktur fossiler Stämme, wie die der *Marattiale Psaronius,* welche reine Farnstruktur besitzt, während die Stammanatomie der *Cycadofilices* eine ganz andere ist.

Die *Marattiaceen* lassen sich nun in folgender Weise einteilen:

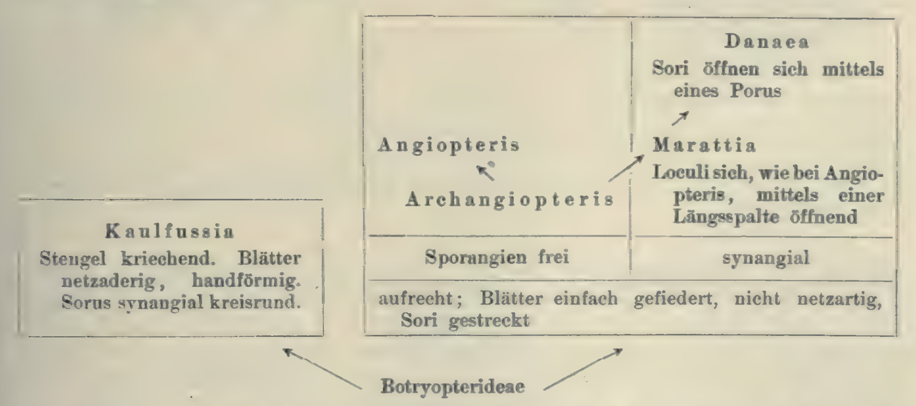
A. Sporangien, nicht synangial verwachsen, dicht gedrängt, in zweireihigen Soris auf den Blattadern. Jedes Sporangium öffnet sich für sich mittels einer nach der Mediane des Sorus gerichteten Längsspalte.
   - α) Sori sehr lang, mit je 80—160 Sporangien. Die Enden der Sori etwa ebensoweit vom Blattrande wie vom Mittelnerven entfernt. Um den Sorus herum haarförmige Schuppen, welche auch zwischen den beiden Sporangienreihen des Sorus stehen. Blätter einfach gefiedert . . . . *Archangiopteris*
   - β) Sori kurz elliptisch, aus meistens 10, bisweilen weniger, bisweilen bis 20 Sporangien gebildet. Schuppen nur unter, nicht zwischen den Sporangien, Sori mehr dem Blattrande genähert. Blätter mehrfach gefiedert . . . . *Angiopteris*

B. Sporangien synangial verwachsen.
 a) Jeder Loculus des Sporangiums öffnet sich für sich, einwärts mittels einer Längsspalte, als wäre es ein *Angiopteris*-Sporangium.
  α) Synangien gestreckt, oval, meistens in der Nähe des Blattrandes, bei der Reife sich zweiklappig öffnend. Große Pflanzen mit gefiederten, nicht netzförmig geaderten Blättern . . . . . . *Marattia*
  β) Synangien kreisförmig, in der Mitte vertieft, jeder Loculus öffnet sich mittels einer Spalte nach innen. Blätter fingerförmig geteilt, mit netzartiger Aderung . . . . *Kaulfussia*
 b) Jeder Loculus des Synangiums öffnet sich mittels eines terminalen Porus.
  Synangien langgestreckt, von der Mittelrippe fast bis zum Blattrande reichend. Blätter einfach oder gefiedert . . . . *Danaea*

Bezüglich der Beziehungen dieser Genera unter sich scheint es mir, daß wir zwei Reihen unterscheiden müssen. Zu der einen gehört nur *Kaulfussia* mit kriechendem Stengel, netzförmig geaderten, fingerförmig geteilten Blättern und kreisrunden Soris, zu der anderen alle übrigen, welche aufrechte Stämme haben, lange Sori und gefiederte oder einfache Blätter mit nicht netzartiger Aderung besitzen.

Von diesen letzteren ist *Archangiopteris* anatomisch am einfachsten, sie zeigt in erwachsenem Zustande eine Strukur, welche bei den anderen nur in der Jugend vorkommt.

Von diesem Genus sind einerseits die anatomisch viel kompliziertere *Angiopteris* mit ebenfalls freien Sporangien, andererseits die synangialen *Marattia* und *Danaea* abzuleiten, von welchen letztere am weitesten auf dem synangialen Wege fortgeschritten ist, etwa wie untenstehendes Schema angibt.



Selbstverständlich ist dieser Stammbaum bei der geringen Zahl noch lebender Arten sehr problematisch; so kann *Danaea* z. B. sehr gut viel früher aus einem *Angiopteris*-artigen Ahnen entstanden sein und braucht nicht mit *Marattia* in direkter genetischer Verbindung zu stehen, wenn auch der *Marattia*-Sorus eine gute Zwischenstufe zwischen dem Sorus von *Angiopteris* und dem von *Danaea* ist.

Betrachten wir jetzt die Genera gesondert:

Kaulfussia.

Zu dieser Gattung gehört nur eine einzige Art: *Kaulfussia aesculifolia* Blume, welche von Vorderindien über unseren Archipel bis an die Philippinen vorkommt. Ich fand sie unter anderem auf dem Poentjak bei Sindanglaia auf Java. Sie wächst dort, nicht häufig, auf dem schattenreichen Boden des Urwaldes.

Das Rhizom kriecht horizontal und ist, wie Raciborski, dessen Beschreibung ich hier folge, sagt, etwa 1 cm dick. Es trägt an seiner Oberseite die 20—30 cm langen, bis 7 mm dicken, fleischigen, saftigen

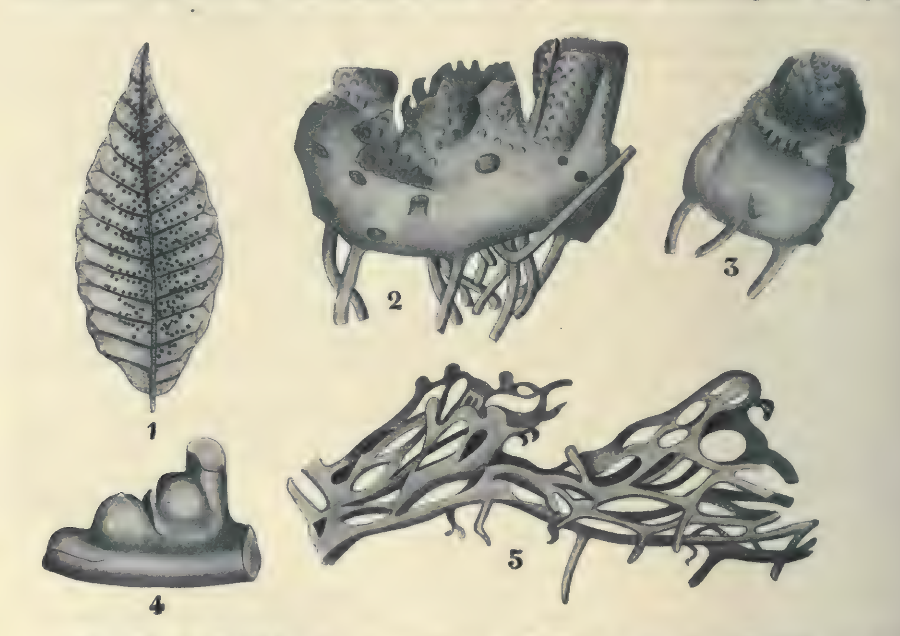


Fig. 463. I. Kaulfussia aesculifolia. 1 Fieder nach einem Exemplar in der Alkoholsammlung des Reichsherbars zu Leiden. 2, 3 nach Kühn. 2 Stammstück von der Seite gesehen. 3 Dasselbe Stammstück von vorne gesehen, Anlage eines jungen Blattes zeigend (unterhalb der beiden großen Stipeln). 4 Stammende nach Gwynne-Vaughan. II. Marattia fraxinea Smith. 5 Seitenansicht des freipräparierten Stammskelettes nach Kühn.

Blattstiele, welche an ihrer Basis 1—2 cm breite ohrenförmige, mittels einer Kommissur verbundene Stipulae haben. Die Lamina ist im Umriß mehr oder weniger rund und handförmig in 3—5 Blätter geteilt. Das mittlere ist etwas größer als die seitlichen, deutlich gestielt, eiförmig-lanzettlich, beiderseits verschmälert, ganzrandig, lederartig, 8—12 cm breit, 22—40 cm lang. Die seitlichen Blättchen sind kürzer gestielt oder sitzend, meistens ungleichseitig, sichelförmig, aufwärts gerichtet. Die Sekundärnerven sind deutlich, parallel, die Tertiärnerven dazwischen ausgespannte, unregelmäßig vierseitige Maschen bildend, welche wieder mit feineren Nerven ausgefüllt sind.

Die Sori an den Tertiärnerven sind rund, über die ganze untere Blattfläche verteilt, 1 mm hoch, 2,5—3 mm Durchmesser.

Der Stamm hat eine zylindrische Dictyostele und einen einzigen zentralen Strang, er ist dorsiventral und zwischen den Blattlücken ziemlich stark gestreckt. In den Wurzeln fanden sich Schleimkanäle.

Die Prothallien sind schon von JONKMAN beschrieben worden. In den Sporangien finden sich sowohl tetraedrische wie bilaterale Sporen, und zwar viel mehr von der letzteren als von der ersteren Art, welche aber nur eine Art von Prothallien liefern. Da diese sich aber ganz wie die von *Marattia* verhalten, so sei auf das dort zu Sagende verwiesen.

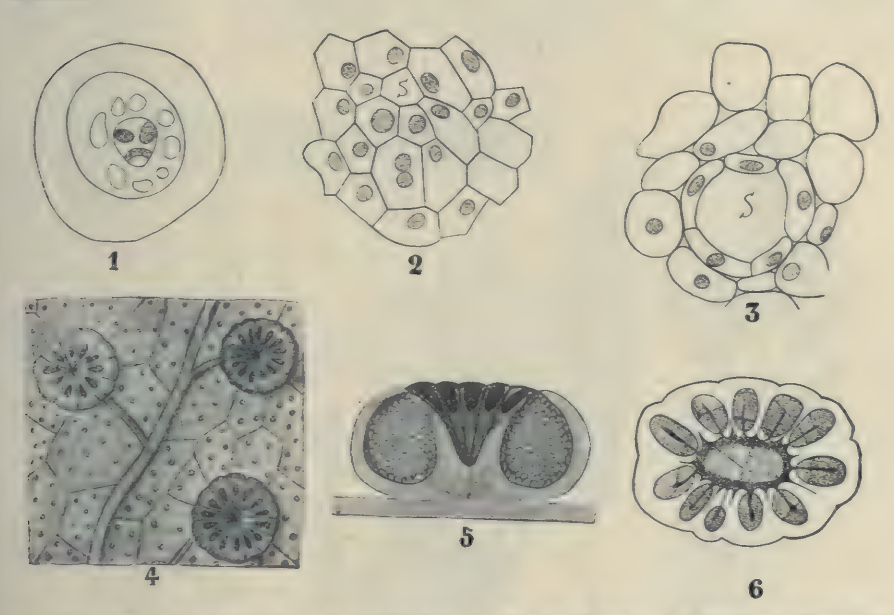


Fig. 464. Kaulfussia aesculifolia, 1—3 nach KÜHN. 1 Wurzelquerschnitt mit Schleimgängen in der Innenrinde. 2 Querschnitt der Wurzelspitze, S Zelle, deren Inhalt desorganisiert ist. 3 Aelteres Stadium, die den Schleimgang umgebenden Zellen sind zusammengedrückt. 4 Blattunterseite mit 3 Synangien, die zahlreichen kleinen Kreise auf der Lamina sind Stomata, nach BITTER. 5 Längsschnitt eines Synangiums nach HOOKER-BAKER. 6 Querschnitt durch ein Synangium nach BOWER.

Die zweite Entwickelungsreihe fängt mit

Archangiopteris

an, einem ebenfalls monotypischen Genus, von welchem wir aber nur noch wenig wissen.

Archangiopteris Henryi CHRIST et GIESENHAGEN wurde von HENRY in Yunnan (Südwestchina) an einer einzigen Stelle, nämlich in einem Gebirgswalde südöstlich von Mengtze gefunden. Das einzige Material, welches uns eine Ahnung von der Wachstumsweise geben kann, ist ein abgerissenes Stammstück, das Dr. HENRY, in Alkohol konserviert, an Prof. BOWER sandte, nachdem es, fast wie durch ein Wunder, bei einem Aufstande zu Mengtze erhalten geblieben war. Es wurde von GWYNNE-VAUGHAN untersucht und in den Annals of Botany 1905 beschrieben. Alle Figuren aus diesem Artikel sind hier reproduziert.

Das Stammstück trug drei große Blattbasen, die so dicht gedrängt standen, daß es schien, als stände die eine auf der anderen, und zwischen diesen befand sich die Stammspitze mit einem jungen Blatte. Offenbar wuchs dieses Stammstück nicht horizontal, wahrscheinlich vielmehr aufrecht. *Angiopteris* hat also vermutlich einen aufrechten, zum Teil im Boden steckenden kurzen Stamm mit dicht gedrängten Blättern gehabt, die an der Basis die üblichen, mittels einer Kommissur verbundenen Stipulae besaßen.

Die Blätter, welche von getrocknetem Materiale bekannt sind, sind einfach gefiedert, die Rhachis ist nicht artikuliert, wohl aber die Fieder mit einem gestielten Artikulationskissen versehen. Die Stipulae sowohl, wie der Blattstiel und die Stiele der Fiedern sind mit grauen, lanzettlichen

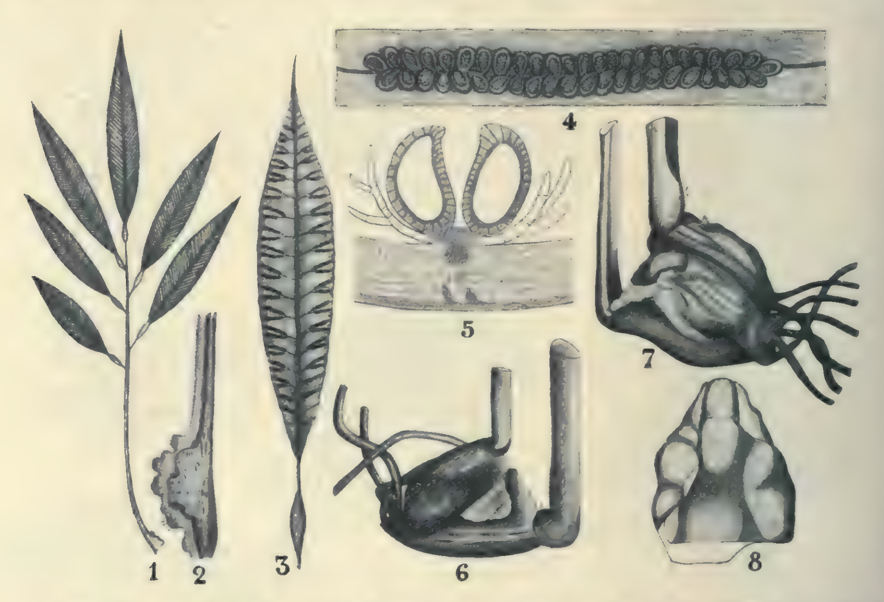


Fig. 465. Archangiopteris Henryi. 1 Ganzes steriles Blatt. 2 Basis desselben, die Stipulae zeigend. 3 Teil einer fertilen Fieder. 4 Sorus. 5 Zwei Sporangien im Längsschnitt, sämtlich nach CHRIST und GIESENHAGEN. 6—8 nach GWYNNE-VAUGHAN. 6, 7 Ansicht des Stammstückes von entgegengesetzten Seiten. 8 Adaxiale Ansicht des jüngsten Blattes der Fig. 7, die Stipulae und die breite Kommissur zeigend.

Schuppen bestreut. Die Blätter werden mehr als $^1/_2$ m lang; die 5 bis 12 alternierenden lateralen Fiedern sind ebenso lang wie die terminalen, lanzettlich, spitz, an der Basis schwach ausgerandet gesägt, höher hinauf normal gesägt.

Die Sori sind, wie oben erwähnt, sehr lang.

Von der Anatomie ist bemerkenswert, daß *Archangiopteris* so ziemlich dieselbe Struktur hat, wie *Danaea* und *Angiopteris* in der Jugend besitzen, nämlich eine ziemlich einfache Dictyostele, während diese bei den letztgenannten Gattungen später komplizierter wird.

Archangiopteris ist also in anatomischer Hinsicht am primitivsten, und das Vorkommen von Indusiumschuppen zwischen den Sporangien, die bei allen anderen *Marattialen* fehlen, scheint mir auf eine größere Unabhängigkeit der Sporangien und also auf Ursprünglichkeit hinzudeuten.

Prothallien sind unbekannt.

An *Archangiopteris* können wir nun

Angiopteris

anschließen, ein Genus, welches von Polynesien bis nach Madagaskar und nördlich bis in den Himalaya vorkommt. Ueber die Zahl der zu dieser Gattung gehörigen Arten sind die Meinungen sehr verschieden. Die meisten Forscher meinen, daß es nur eine, allerdings sehr variable, Art, *A. evecta*, oder doch höchstens nur ein paar Arten gibt, hingegen zerlegte DE VRIEZE sie in etwa 60 Arten, von denen die Originale sich im

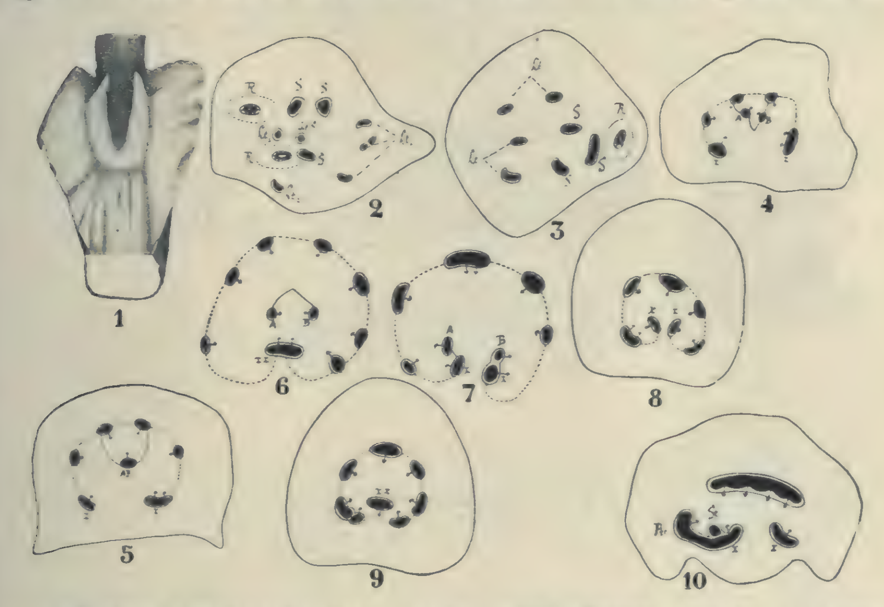


Fig. 466. Archangiopteris Henryi, nach GWYNNE-VAUGHAN. 1 Adaxiale Ansicht eines älteren Blattes. 2 Querschnitt des Stammes, die Abzweigung zweier Blattbündel zeigend. S S Meristelen des Stammes, Int S innerer Strang, Lt Blattbündel, R Wurzelstele, die punktierten Linien geben die Grenze der Wurzelrinde an. 3 Querschnitt des Stammes in einer Region, wo kein innerer Strang vorhanden ist. 4—7 Das Gefäßbündelsystem in sukzessive höher geführten Querschnitten in dem basalen Pulvinus eines und desselben Petiolus. A und B die inneren Stränge. Der Verlauf dieser Stränge wird durch die feinen ununterbrochenen Linien angegeben. Die punktierte Linie verbindet die Stränge, welche die typische Kurve bilden; die terminalen Stränge derselben sind mit X bezeichnet. Die Pfeilspitzen zeigen die Lage des Protoxylems an. 8, 9 Das Gefäßbündelsystem zweier aufeinander folgender Querschnitte des Petiolus oberhalb des basalen Pulvinus. 10 Das Gefäßbündelsystem in der Rhachis genau unterhalb der Einfügungsstelle einer Fieder. Ptr Hauptstrang für die Fieder, St Strang, welcher vom Ende des terminalen eingebogenen Stranges in die Fieder eintritt.

Reichsherbarium zu Leiden befinden. Möglicherweise haben wir es mit einer Art mit vielen Kleinspecies zu tun.

Die Art kommt in Java auf dem schattenreichen Boden des Gebirgsurwaldes bis zu 6000 Fuß überall vor.

In seiner Bearbeitung der Farne Buitenzorgs unterscheidet RACIBORSKI nur 2 Varietäten, nämlich var. *angustata* mit schmälern Fiedern als die Hauptart und die var. *pruinosa* mit unterseits weißgrün bereiften Fiedern.

Der aufrecht wachsende, zum Teil im Boden verborgene Stamm ist halbkugelig, bis zu einem halben Meter dick und trägt 3,5 m lange, lang gestielte, doppelt gefiederte Blätter.

Der ausgegrabene Stamm ist ein knolliger Körper, dessen Oberfläche ganz mit Blattbasen bedeckt ist. Verzweigung kommt nicht vor. An den Blattbasen finden wir die bekannten, mittels einer Kommissur verbundenen Stipulae. Durch diese Kommissur entsteht im Stipularpaare eine vordere und eine hintere Kammer; in letzterer, welche den alten Blattstiel umschließt, liegt in jungem Zustande das eingerollte Blatt, zu welchem das Stipularpaar gehört. Die von den vorderen (nach der Stammspitze gerichteten) Stipularflügeln gebildete Kammer hingegen umschließt den Komplex aller jüngeren Blätter.

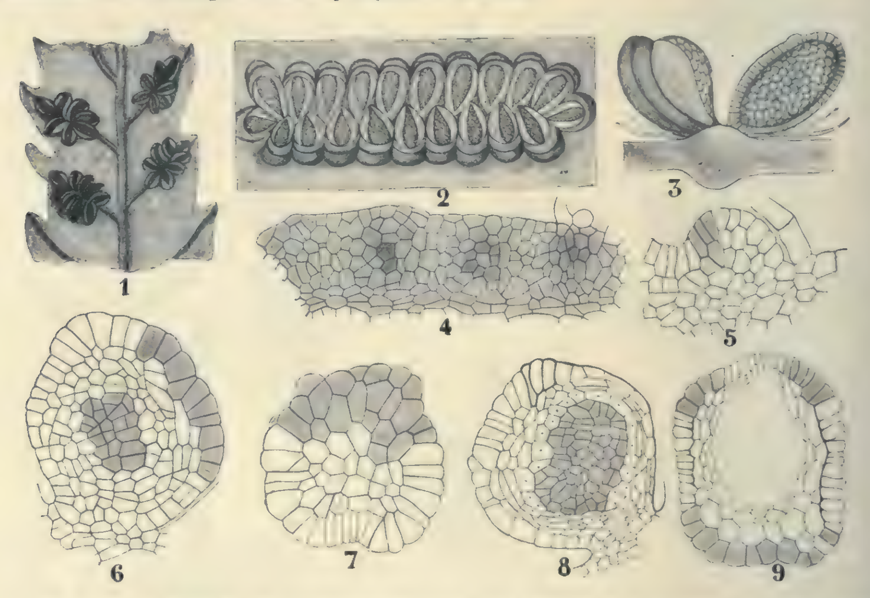


Fig. 467. 1 Stück der Blattunterseite von Angiopteris caudata mit Soris, nach Göbel. 2 Sorus von A. crassipes Wall., nach Bitter. 3 Zwei Sporangien derselben, das linke in Seitenansicht, das rechte im Längsschnitt, nach Bitter. 4—9 Sporangienentwickelung von A. evecta, nach Bower. 4 Teil eines jungen Sorus, von oben gesehen. 5 Längsschnitt eines jungen Sporangiums. 6 Längsschnitt eines älteren Sporangiums. 7 Spitze eines fast reifen Sporangiums, von oben gesehen. 8 Längsschnitt eines Sporangiums im Stadium der Sporenmutterzellen, das Tapetum mit x bezeichnet. 9 Querschnitt eines fast reifen Sporangiums.

Die Wurzeln entspringen vermutlich in der Zweizahl der Basis eines jeden Blattes und wachsen erst eine Strecke durch das Stammparenchym, bevor sie hervortreten.

Die Sporangien stehen in Soris, jedes Sporangium aber gesondert, so daß keine Synangien gebildet werden. Die Entwickelung der Sporangien wurde von Bower untersucht. Sie entstehen als gesonderte vielzellige Auswüchse der Lamina. Ihre weitere Entwickelung ist sehr variabel, das Archespor scheint aber stets aus einer subepidermal gelagerten Zelle hervorzugehen. Das Tapetum ist extra-archesporialen Ursprungs. Jede Archesporzelle teilt sich, und so bildet jedes Sporangium die hohe Zahl von etwa 1440 Sporen. Das Tapetum ist nicht

eine einzige, scharf gesonderte Schicht, sondern wird oft mittels perikliner Teilungen unregelmäßig verdoppelt.

Die Sporangiumwand außerhalb des Tapetums ist zwei- bis dreischichtig, meistens dreischichtig, und die äußere Schicht ist die festeste

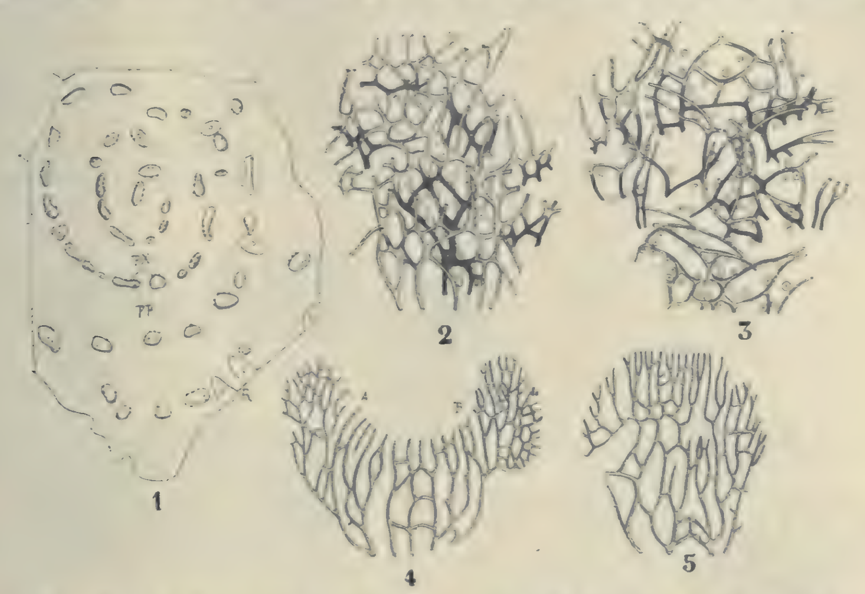


Fig. 468. Anatomie von Angiopteris, nach Miß Shove. 1 Diagrammatischer Querschnitt des Stammes nach Entfernung der Blätter. R Wurzeln, PP Protophloem, PX Protoxylem. 2 Teil des Gefäßbündelnetzes von der oberen Seite des Stammes. Idem, von der unteren Seite. 4 Gefäßbündelnetz der konvexen Seite der Blattbasis. A, B petioläre Bündel, S stipuläre Bündel. 5 Gefäßbündelnetz der flachen Seite der Blattbasis.

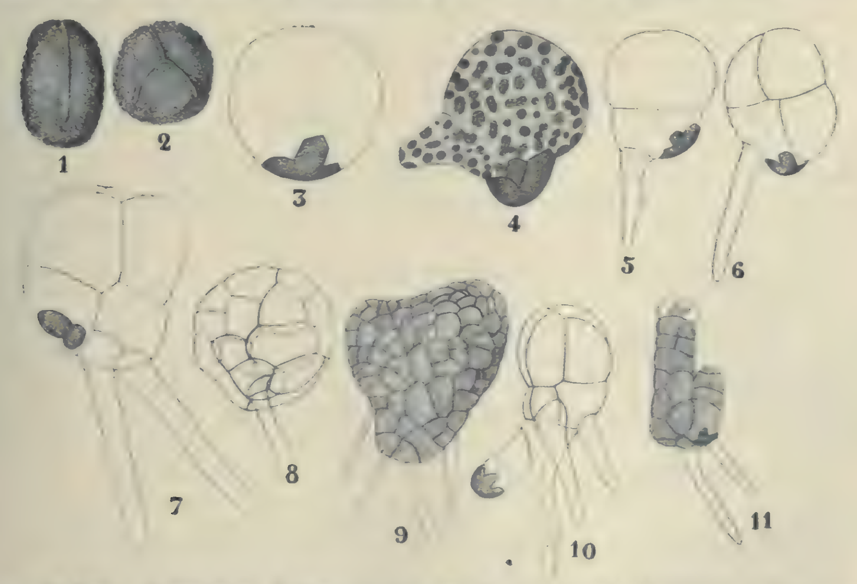


Fig. 469. Verschiedene Keimungsstadien der Sporen von Angiopteris pruinosa, nach Jonkman. Bei 9 und 11 bereits ein Antheridium angelegt.

und am meisten differenzierte. Der Annulus bildet eine enge Brücke über der Spitze des Sporangiums und besteht aus tiefen prismatischen Zellen mit dicken verholzten Wänden. Zumal an der Außenseite sind übrigens die Wandzellen groß, turgid und ziemlich dünnwandig, während ein schmales Band ausgesprochen dünnwandiger gestreckter Zellen an der Innenseite des Sporangiums verläuft und die Aufrißstelle bezeichnet.

Wahrscheinlich ist es nur diesem schmalen Zellbande zu verdanken, daß sich das Sporangium regelmäßig öffnet, und der Annulus spielt dabei nur eine sehr untergeordnete Rolle.

Der erwachsene *Angiopteris*-Stamm hat eine komplizierte Dictyostele, welche im jungen Stamm sich der Struktur des erwachsenen *Archangiopteris*-Stammes nähert.

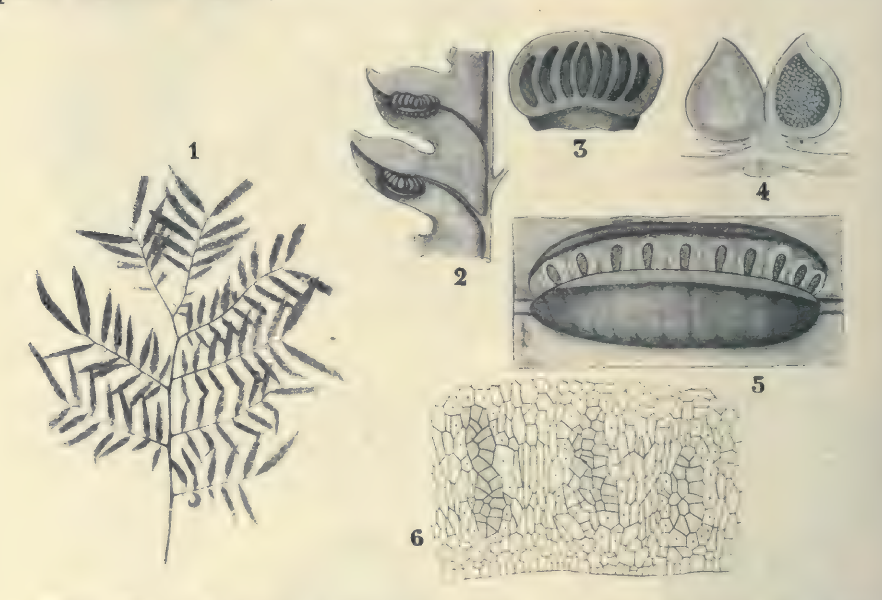


Fig. 470. 1 Marattia sambucina, Blatt, nach einem Exemplar des Reichsherbariums in Leiden. 2, 3 Marattia spec., nach Göbel. 2 Zwei Zähne des Blattrandes mit Synangien. 3 Ein halbes Synangium mit den aufgesprungenen Sporangien (Fächern). 4 Marattia fraxinia Sm. Querschnitt eines sich öffnenden Synangiums. 5 Ein solches von außen gesehen. 6 Querschnitt eines Teiles von einem Synangium. 4, 5 nach Bitter, 6 nach Bower.

Bei der Bildung der Prothallien, bei welcher sich die tetraedrischen und bilateralen Sporen vollkommen gleich verhalten, entsteht gewöhnlich sofort ein Zellkörper, welcher aber später, wie Farmer nachwies, die gewöhnliche *Marattiaceen*-Form annimmt, wie wir diese bei *Marattia* kennen lernen werden; nur selten entsteht zunächst ein kurzer Zellfaden, während in abnormen Fällen sogar eine Prothalliumzelle zu einem Antheridien bildenden Zellenfaden auswachsen kann.

Aus *Angiopteris* können wir uns nun

Marattia

durch Verwachsung der Sporangien zu Synangien entstanden denken.

Das Genus *Marattia* besteht aus etwa 12 nahe verwandten, zum Teil sehr formenreichen Arten, welche in den Tropen beider Hemisphären

vorkommen und von welchen eine Art sogar bis zum Kap der guten Hoffnung vorgedrungen ist.

Es sind große, aufrecht wachsende Farne mit mehrfach gefiederten Blättern von sehr verschiedener Form.

Als Beispiel möge hier die einzige im Javanischen Urwalde wachsende Art, *Marattia sambucina*, beschrieben werden.

Der Stamm ist kurz und dick und etwa 1 dm oder mehr hoch und breit. Die Blattstiele sind bis 50 cm lang und höckerig. Die Lamina ist bis 1 m breit, doppelt bis 3-fach, ja an der Basis bisweilen sogar 4-fach gefiedert. Die Blättchen sind bis 1 mm lang gestielt oder fast sitzend, lang lanzettförmig, sowohl nach der Basis, wie nach der Spitze verschmälert, 1 cm breit, 5—10 cm lang. Die Sekundärnerven sind frei, parallel, meistens unverzweigt, selten einmal gegabelt und tragen je ein 2 mm langes, 0,8 mm breites und hohes Synangium. Der Stamm hat eine weniger komplizierte Dictyostele als *Angiopteris*.

Die Entwickelung des Sporangiums ist von Bower untersucht worden. Es stellte sich heraus, daß die sporogenen Gruppen gesondert und je von einem eigenen Tapetum umgeben sind, so daß meines Erachtens die *Marattia*-Synangien sich am einfachsten als seitlich fusionierte *Angiopteris*-Sporangien auffassen lassen, die, da sie bei letzterer in zwei Reihen stehen, nun auch ein Synangium mit zwei Reihen von Loculis bilden.

Für diese Auffassung spricht auch die Oeffnungsweise. Es bilden sich nämlich zunächst 2 Klappen, wodurch die Sporangienreihen auseinanderweichen, und dann erst springt ein jedes Sporangium an seiner Innenseite genau in derselben Weise auf, wie es die *Angiopteris*-Sporangien tun.

Die *Marattia*-Prothallien sind langlebig, können sich verzweigen und Adventivknospen bilden und sind kräftiger als *Polypodiaceen*-Prothallien, haben aber wie diese ein Gewebspolster, das die Archegonien trägt. Sie werden auch mehr als 1 cm groß. Tritt keine Befruchtung ein, so steht das Wachstum still, und so erhielt Campbell 2 Jahre alte Prothallien von mehr als 2 cm Länge. Die Prothallien sind hermaphrodit, schwache Exemplare tragen aber öfters bloß Antheridien. Antheridien und Archegonien stehen normal auf demselben Gewebspolster. Folgende Beschreibung der Antheridienbildung ist fast wörtlich von Campbell entliehen.

Das Antheridium entsteht aus einer einzigen Oberflächenzelle, welche sich in eine innere Zelle, die die Spermatiden bildet, und in eine äußere, die Deckelzelle, teilt. Diese Deckelzelle teilt sich mittels einer Anzahl krummer vertikaler Wände, welche sich schneiden und von welchen die letztgebildete eine kleine dreieckige Zelle abschneidet, die beim Oeffnen des Antheridiums abgeworfen wird.

Die innere Zelle bildet mittels wiederholter Teilungen eine große Zahl von Spermatiden; bevor diese Zahl erreicht ist, entstehen der Spermatidenmasse parallele Wände in den anliegenden Prothalliumzellen, wodurch das Antheridium seine Wand erhält. In jeder Spermatide entsteht ein Spermatozoon.

Die Archegonien entstehen ebenfalls aus Oberflächenzellen; diese teilen sich in drei übereinander gelagerte Zellen, von denen die untere die Basis des Archegons bildet. Sie kann aber bei *Marattia Douglasii* fehlen und fehlt auch bei *Angiopteris* und *Danaea*.

Die mittlere Zelle bildet mittels Querteilung die primäre Halskanalzelle und die Zentralzelle, welche sich je wieder quer teilen.

Diese Teilung ist in der Kanalzelle aber oft unvollständig und beschränkt sich dann auf eine Teilung des Nucleus, aber die Zentralzelle teilt sich stets in Bauchkanalzelle und Ei.

Bevor die Trennung der primären Halskanalzelle von der Zentralzelle stattgefunden hat, teilt sich die Deckelzelle mittels vertikaler Wände in 4 Reihen und jede Reihe mittels schiefer Wände in 3 Etagen, wodurch der kurze Hals, der nur wenig über das Prothallium hervorragt, entsteht.

Bevor das Archegon reif ist, entsteht in derselben Weise wie beim Antheridium durch Teilung der anliegenden Prothallienzellen eine Hülle um dasselbe herum.

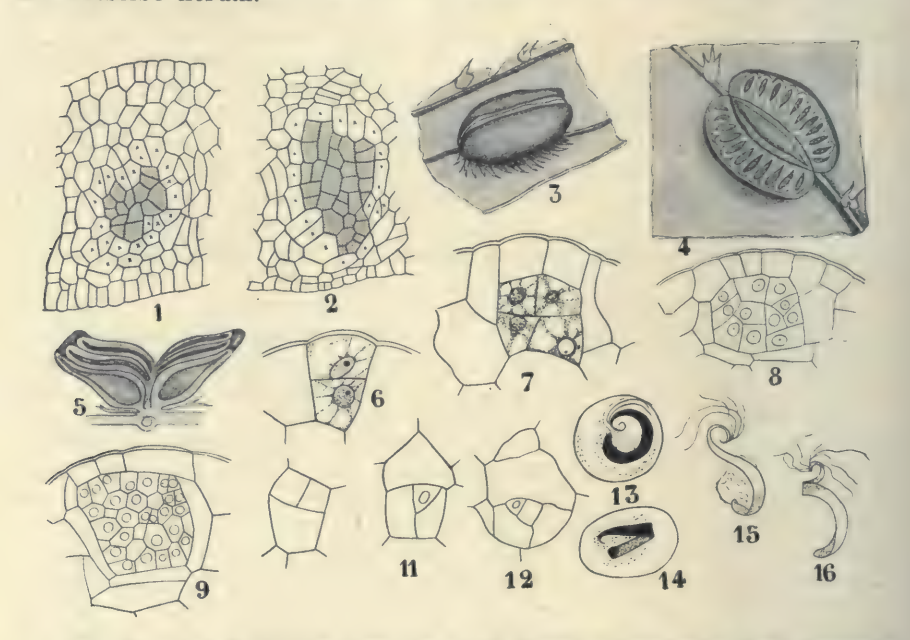


Fig. 471. 1, 2 Marattia fraxinea, nach BOWER. Querschnitte durch Sporangien mit unregelmäßigen Archesporgruppen, welche sich nicht auf eine einzige Zelle zurückführen lassen. 3—5 Ein Synangium von M. fraxinea, nach HOOKER, 3 geschlossen, schief von oben gesehen, 4 geöffnet, 5 im Querschnitt. 6—16 Marattia Douglasii, nach CAMPBELL. Entwickelung des Antheridiums. 6—9 Längsschnitte. 10—12 Oberansichten, das Operculum zeigend. 13, 14 Reife Spermatiden. 15, 16 Ausgetretene Spermatozoen.

Die Uebereinstimmungspunkte zwischen den Geschlechtsorganen der *Marattiaceen* und *Lycopodiaceen*, welche aus obenstehender Darstellung in die Augen springen, deuten meines Erachtens nicht auf Verwandtschaft, sondern rühren daher, daß in beiden Fällen, wie übrigens auch bei *Equisetum*, die Geschlechtsorgane in das Prothalliumgewebe versenkt sind.

Die Embryonen der 2x-Generation wachsen gerade aufwärts, wobei sie das Prothallium durchbohren, eine Folge der Weise, in welcher die Organe am Embryo angelegt werden. Während nämlich bei den meisten Formen die erste Wand in der Zygote ungefähr die Achse des Archegons in sich aufnimmt, ist diese hier so ziemlich senkrecht zur Archegonachse gerichtet. Da nun die epibasale Hälfte Kotyledon und Stamm-

spitze bildet, die hypobasale die Wurzel und den hier nur wenig entwickelten Fuß, so steht der Embryo schon von Anfang an aufrecht und braucht sich nur zu strecken, um das Prothallium zu durchbohren.

An *Marattia* können wir das letzte *Marattiaceen*-Genus, nämlich

Danaea,

anschließen. Dieses Genus ist ausschließlich neotropisch und umfaßt etwa 14 Arten von vielfach sehr verschiedenem Habitus.

Die Loculi der Synangien stehen in langen Doppelreihen den parallelen Blattnerven entlang und reichen fast vom Mittelnerven bis zu dem



Fig. 472. 1, 2 Danaea simplicifolia, noch in Verbindung mit dem Prothallium, nach BAKER. 3 Eine Keimpflanze von Angiopteris evecta, nach FARMER. C Kotyledon, P Prothallium, R Wurzel. 4 Eine kleine Pflanze von Danaea alata, verkleinert, nach CAMPBELL. 5—8 Danaea alata, nach BITTER. 5 Oberer Teil eines sterilen Wedels, von der Unterseite gesehen. 6 Oberer Teil eines fertilen Wedels, desgleichen. 7 Fertile Seitenfieder von der Oberseite. 8 Teil des Wedelstieles unterhalb der Lamina mit knotenförmiger Verdickung. 9, 10 Danaea elliptica SM., nach BITTER und HOOKER-BAKER. 9 Zwei Synangien, von oben gesehen. 10 Querschnitt durch ein Synangium.

Blattrande. Jeder Loculus öffnet sich mittels eines terminalen Porus, und jedes Synangium wird von einem Indusium umgeben.

Die fertilen Blätter sind fast stets länger gestielt als die sterilen und haben schmälere Fiedern.

Die Blätter sind einfach, dreizählig oder einmal unpaarig gefiedert; die Seitenfiedern stehen sich fast stets gegenüber. Der Blattstiel hat auch unter der Lamina 1—5 knotige Anschwellungen.

Der wichtigste Unterschied von *Marattia* liegt also in der Struktur des Synangiums, in der größeren Einheit, welche dieses, meines Erachtens durch Verwachsen ursprünglich freier Sporangien hervorgegangene, Organ erreicht hat.

Die letzte Gruppe der *Filicales*, welche wir zu besprechen haben, ist die der

Ophioglossales,

welche die Gattungen *Ophioglossum*, *Botrychium* und *Helminthostachys* umfaßt.

Bevor wir die Stellung dieser Gruppe im System besprechen, wollen wir erst diese Genera kennen lernen.

Fangen wir dazu mit

Botrychium

an. Es sind dies verhältnismäßig kleine Pflanzen, welche einen aufrecht im Boden steckenden, radiär gebauten, mittels einer dreischneidigen



Fig. 473. Habitus verschiedener Botrychium-Arten. 1 Botrychium virginianum. 2 Botrychium ternatum. 3 Botrychium obliquum. Originale nach Exemplaren des Reichsherbariums in Leiden.

Scheitelzelle wachsenden perennierenden Stengel haben, der mittels dicker, wenig verzweigter Wurzeln im Boden befestigt ist.

Am Stammvegetationspunkt wird das junge Blatt ganz von der Scheide des nächst älteren umschlossen. Bei den meisten Arten ist diese Scheide ganz geschlossen, aber bei *Botrychium virginianum* ist sie an einer Seite offen und verrät dadurch ihre Entstehung aus 2 Stipeln, wie diese bei den *Marattiales* vorkommen und auch bei *Helminthostachys* sehr deutlich sind. Bei *B. Lunaria* ist die so entstandene Spalte ebenfalls, aber nur noch in der Jugend vorhanden.

Unter jedem Blatte entspringt normal eine Wurzel, welche quer durch die Blattscheiden der älteren Blätter hindurch wächst. Das Blatt, welches sich das nächste Jahr entfalten wird, hat schon den fertilen

Blattteil angelegt, und die Blätter der nächsten 2 Jahre sind schon als kleine Erhabenheiten vorhanden.

Wenn die Pflanze ein gewisses Alter erreicht hat, trägt jedes Blatt einen fertilen, die Sporangien bildenden Blattteil. Dieser fertile Teil entspringt der adaxialen Seite des Blattes, und über seine morphologische Natur sind die Meinungen sehr verschieden, wie wir später sehen werden.

Bei allen *Botrychien*, mit Ausnahme gewisser kleiner Formen von *B. simplex*. ist dieser fertile Blattteil verzweigt und trägt auf seinen Zweigen große Sporangien, deren Bau mit denen der *Marattialen* übereinstimmt. Auf jedem Zweige stehen die Sporangien in zwei lateralen Reihen und endständig, bisweilen entstehen durch Verwachsung Synangien.

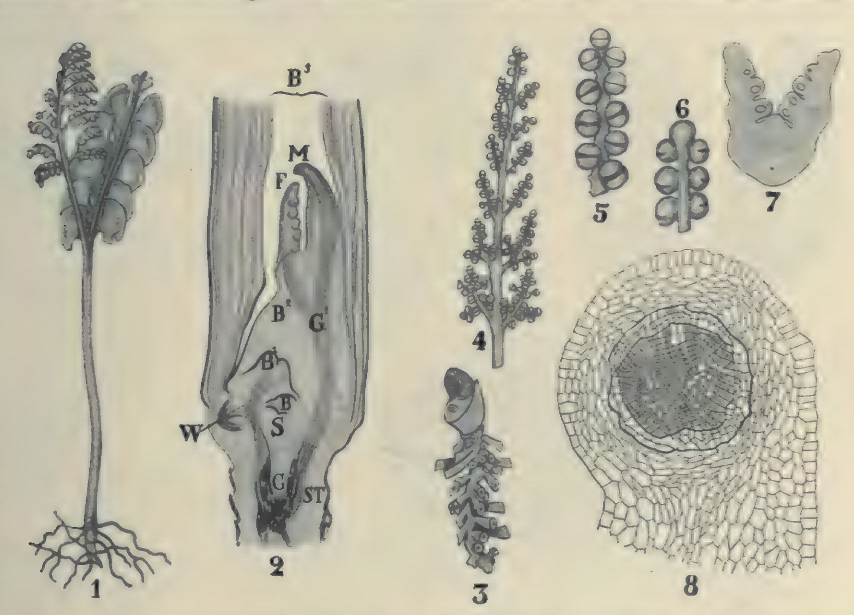


Fig. 474. Botrychium Lunaria. Entwickelung der Pflanze und der Sporangien. 1 Fruktifizierende Pflanze, nach GÖBEL. 2 Längsschnitt durch den unteren Teil einer entwickelten Pflanze, nach GÖBEL. G Gefäßbündel, W eine junge Wurzel, ST Stamm, S Stammscheitel, B, B^1, B^2, B^3 die vorhandenen vier Blätter. B^3 in diesem Jahre entfaltet, B^1 zeigt die erste Andeutung der Verzweigung des Blattes, in B^2 ist diese schon weit vorgeschritten, M ist die Mediane der sterilen Lamina, die rechts und links schon ihre nicht sichtbaren Linien besitzt, F ist die fertile Lamina mit den jungen Auszweigungen, an denen die Sporangien sich bilden werden. 3 Botrychium virginianum. Rhizom mit Endknospe einer starken Pflanze; Wurzeln und das alte Blatt mit Ausnahme der Basis weggeschnitten, nach CAMPBELL. 4—6 nach BITTER und LUERSSEN. 4 Fertiler Teil. 5, 6 Seitenfieder desselben von unten und oben gesehen. 7 Querschnitt einer sehr einfachen fertilen Aehre, nach BOWER. 8 Längsschnitt durch ein Sporangium, nach GÖBEL.

Das Aufspringen geschieht mittels einer Längsspalte an vorgebildeter Stelle, wo sich zwei Reihen kleiner Zellen finden, zwischen denen der Riß entsteht. Von einem eigentlichen Annulus ist nichts zu sehen.

Wie wir sehen, ist das eigentümlichste der *Botrychium*-Pflanze der adaxial aus dem Laubblatte entspringende Sporangienträger.

Betrachten wir jetzt einmal die Entwickelung eines *Botrychium*, wozu wir die 1906 in der Flora von BRUCHMANN beschriebene Entwickelung von *B. Lunaria* wählen.

Der erste, der ein *Botrychium*-Prothallium entdeckte, war IRMISCH, der 1854 in Thüringen Prothallien von *B. Lunaria* fand und HOFMEISTER auf sie aufmerksam machte; das Material war aber für eine gute Beschreibung zu dürftig.

Im Jahre 1893 entdeckte CAMPBELL die Prothallien von *B. virginianum* in Michigan; sie waren aber schon zu alt, um sie eingehend studieren zu können; Prothallien derselben Art wurden aber 1895 bis 1897 von JEFFREY an verschiedenen Stellen gefunden und untersucht.

Im Jahre 1903 fand Miß LYON Prothallien von *B. obliquum* und 1905 (Bot. Gaz., Vol. XL, p. 455—458) gibt sie an, daß sie im vorhergehenden Jahre auch einige von *B. simplex* und von *B. matricariaefolium*

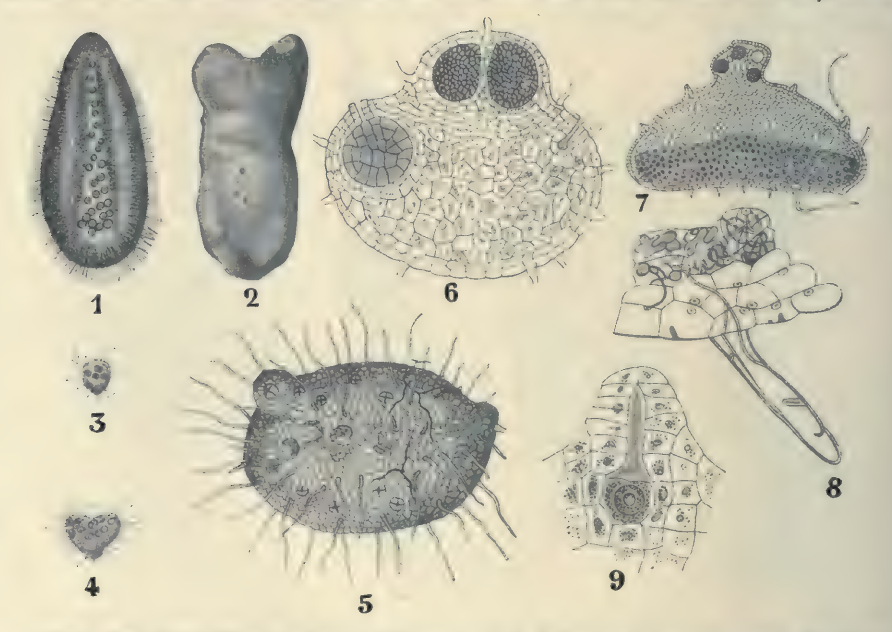


Fig. 475. Prothallien von Botrychium. 1, 2, 7, 8 B. virginianum, nach JEFFREY. 3, 4, 5, 6, 9 B. Lunaria, nach BRUCHMANN. 1 Junges Prothallium von oben, deutlich die Antheridien zeigend. 3—5 Prothallien bei verschiedener Vergrößerung. 6 Längsschnitt durch ein Prothallium mit oben 2 Antheridien, links einem Embryo, rechts einem Archegon. 7 Längsschnitt eines Prothalliums mit oben 4 Antheridien (eins leer) und auf den Flanken, rechts und links je zwei Archegonien; unten die pilzführende Schicht. 8 Eintritt der Mycorrhiza durch ein Wurzelhaar. 9 Archegon.

gefunden habe. Eine vollständigere Publikation über sie ist aber, soweit mir bekannt, nicht erschienen.

JEFFREYS Publikation über *B. virginianum* ist mir nicht zugänglich; ich halte mich also an die sehr vollständige Beschreibung BRUCHMANNS von *B. Lunaria* und gebe hier nur einige v. WETTSTEIN entliehene Figuren von *B. virginianum* nach JEFFREY wieder, bei welchen die Prothallien größer sind als bei *B. Lunaria*.

Die Prothallien von *B. Lunaria* sind eiförmige, bisweilen auch herzförmige, meistens etwas zusammengedrückte, auf dem Querschnitt also elliptische Zellkörper von weißlicher oder schwach hellbrauner Farbe und etwa 1—2 mm Länge bei $^{1}/_{2}$—1 mm Breite; sie tragen an der Basis lange Rhizoide.

Hingegen ist das Prothallium von *B. virginianum* bis 20 mm lang und 15 mm breit, hat aber so ziemlich dieselbe Form. Die kleineren Prothallien von *B. Lunaria* sind meistens kugelig oder eiförmig; die größeren herzförmigen erreichen die doppelte Größe der einfachen.

Außer den langen Rhizoiden tragen die Prothallien auf der Rückenseite einzelne kleine, ein- oder mehrzellige Paraphysen. Sie sind, wie von homosporen Formen zu erwarten ist, hermaphrodit und tragen die Geschlechtsorgane auf der Rückenseite. Auf dem höheren Teile fehlen die Geschlechtsorgane gänzlich. Die Antheridien stehen meistens in einer medianen Reihe, die Archegonien seitlich davon in 2 unregelmäßigen Reihen.

Die Archegonien reifen offenbar schneller als die Antheridien, so daß sie schon in der Nähe des Vegetationspunktes sich öffnen, während die Antheridien erst in größerer Entfernung davon reifen.

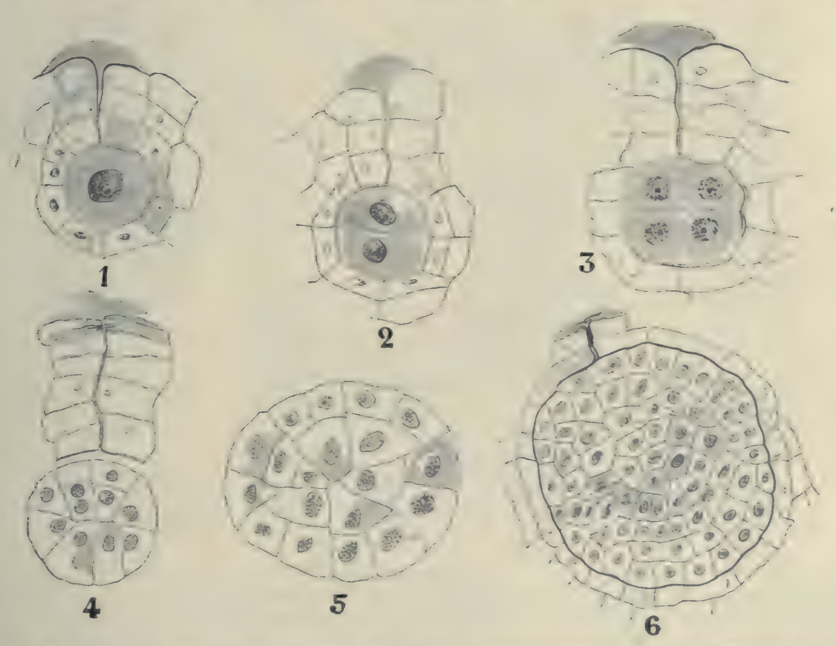


Fig. 476. Botrychium Lunaria. Erste Entwickelungsstadien des Embryos nach BRUCHMANN.

Eine Mycorrhiza ist vorhanden, sie tritt sowohl durch die Rhizoide als durch die Oberflächenzellen hinein. Das Prothallium besteht ausschließlich aus Parenchym ohne Intercellularräume und ist vollkommen eine verkleinerte Ausgabe des *B. virginianum*-Prothalliums.

Wir können die *Botrychium*-Prothallien also definieren als dorsiventrale, elliptische oder herzförmige, parenchymatische Knöllchen, welche oberseits die Geschlechtsorgane tragen.

Am Grunde des Prothalliums befindet sich eine Zelle, welche BRUCHMANN als rudimentäres Protonema betrachtet. Das Prothallium wächst mittels einer Anzahl prismatischer Initialen.

Die Entwickelung der Antheridien verläuft genau so wie bei Ophioglossum, wo wir dies näher besprechen werden; gleiches gilt von den Archegonien.

Betrachten wir jetzt einmal die Entwickelung der 2x-Generation.

Die Zygote teilt sich, wie bei den *Marattialen,* mittels einer zur Längsachse des Archegons senkrecht gerichteten Wand, dann mittels einer zu dieser senkrechten in Quadranten und schließlich durch eine senkrecht zu diesen beiden stehende in Oktanten.

Dann werden die Teilungen unregelmäßig, und es entsteht ein kugeliger oder elliptischer Gewebskörper ohne irgendwelche Differenzierung.

Solange der Embryo vom Prothallium umschlossen ist, sind dessen Zellen gleichmäßig mit dichten Plasmamassen gefüllt; wenn aber der ovale Keim das Prothallium durchbricht, erscheinen im Zentrum gestreckte inhaltsarme Zellen.

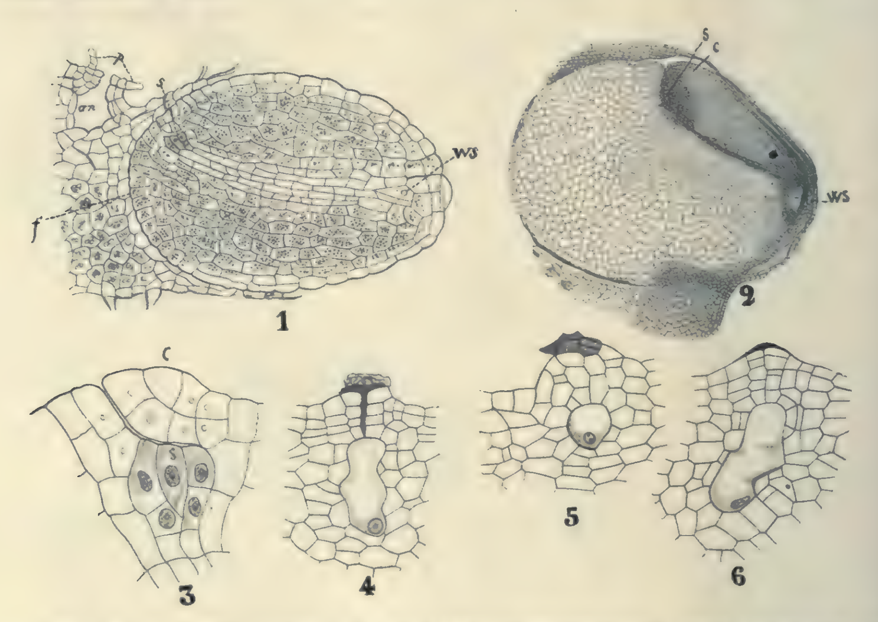


Fig. 477. Botrychium. 1 B. Lunaria, nach BRUCHMANN, junge Keimpflanze im Zusammenhange mit dem Prothallium. f Fuß, ws Wurzelscheitel, s Stammscheitel, an entleertes Antheridium, p Paraphysen. 3 Der Stammscheitel der Fig. 1 stärker vergrößert. s Scheitelzelle des Stammes, c rudimentärer Kotyledon. 2 Botrychium virginianum, Embryo nach JEFFREY. s Stammscheitel, ws Wurzelscheitel, c Kotyledon. 4—6 Botrychium obliquum, nach H. LYON, vor der ersten Teilung verlängert sich die Zygote zu einem schlauchförmigen Suspensor.

Ist dieses Stadium einmal erreicht, so werden die Organe am Embryo angelegt. An der vom Prothallium abgewendeten Seite entsteht die Scheitelzelle der ersten Wurzel, das gegenüberliegende Ende wird zum Fuß, während die Stammscheitelzelle lateral in der Nähe des Fußes angelegt wird. Der Stammscheitel wird alsbald von benachbarten Zellen überwallt und eingeschlossen.

Der so gebildete Ringwall ist wohl als ein sehr rudimentärer Kotyledon aufzufassen; er verwächst gänzlich mit dem Stammscheitel, wird aber vom ersten Blatte später durchbrochen, und letzteres schützt dann als flache Blattschuppe den Vegetationspunkt.

Mit *B. virginianum* verglichen, ist das junge Pflänzchen von *B. Lunularia* viel weniger entwickelt.

Bei ersterer Pflanze ist z. B. der Kotyledon sehr gut entwickelt. Am eigentümlichsten verhält sich *B. obliquum* MUHL, bei welchem Miß LYON das Vorhandensein eines Suspensors nachwies, der sonst bei keiner *Ophioglossacee* vorkommt.

Es wächst hier die Zygote zu einer in das Prothallium eindringenden langen Röhre, zum Suspensor, aus und bildet später, vermutlich an seiner Spitze, den Embryo.

Bei *B. virginianum* wächst der Kotyledon bald aus, ragt über den Boden hervor und bildet das erste assimilierende Organ, darauf entstehen die Laubblätter, aber erst das 9. Blatt wird fertil.

Vom stark angeschwollenem Fuße abgesehen, der bei *B. virginianum* nach JEFFREY ausschließlich aus der hypobasalen Zygotenhälfte entsteht,

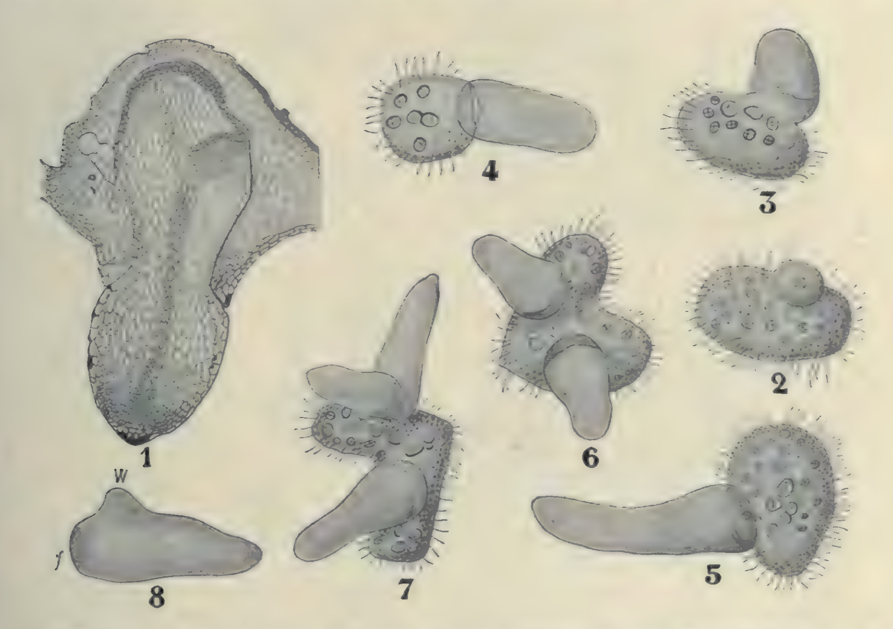


Fig. 478. Botrychium. 1 Botrychium obliquum, nach LYON. Embryo, ziemlich weit entwickelt, links der Suspensor. 2—8 Botrychium Lunaria, nach BRUCHMANN; 2—7 Prothallien im Zusammenhange mit hervorbrechenden Keimpflanzen. 8 Junge freie Keimpflanze. f Fuß, w_1 erste Wurzel, w_2 die sich am verborgenen Stammscheitel bildende zweite Wurzel.

welche dazu ganz verwendet wird, besteht also der hervortretende Embryo hier aus einem Hypokotyl mit Kotyledon und erster Wurzel, welches die Plumula schon angelegt hat.

Gleiches gilt für *B. Lunaria,* aber hier ist der Kotyledon reduziert und schuppenartig geworden.

Die 2. und 3. Wurzel erscheinen bei *B. virginianum* schon bevor der Kotyledon entfaltet ist, und zwar aus der Stammspitze unterhalb der jungen Blätter.

Während also bei *B. virginianum* die Stammspitze schon bald ihre eigentliche Funktion, die Produktion von Blättern und Wurzeln, auf sich nimmt, beschränkt sie sich bei *B. Lunaria* zunächst auf den letzten Teil ihrer Aufgabe.

Der ganze Embryo macht sich hier schließlich frei vom Prothallium und liegt dann als länglicher Körper im Boden.

Aeußerlich ist dann wenig an ihm zu sehen; das zugespitzte Ende ist die erste, die hypocotyle Wurzel, das abgerundete Ende der Fuß.

Alsbald sehen wir die zweite Wurzel, die erste Stengelwurzel, erscheinen, später von einer zweiten, ja sogar von einer dritten gefolgt, ohne daß die Stammspitze sich merklich vergrößert hat und ohne daß die übrigens noch sehr kleinen Blätter sich entfaltet haben.

So bleibt *Botrychium* 8—10 Jahre unterirdisch leben, bevor es ein Blatt so weit entfaltet, daß es über den Boden hervortritt.

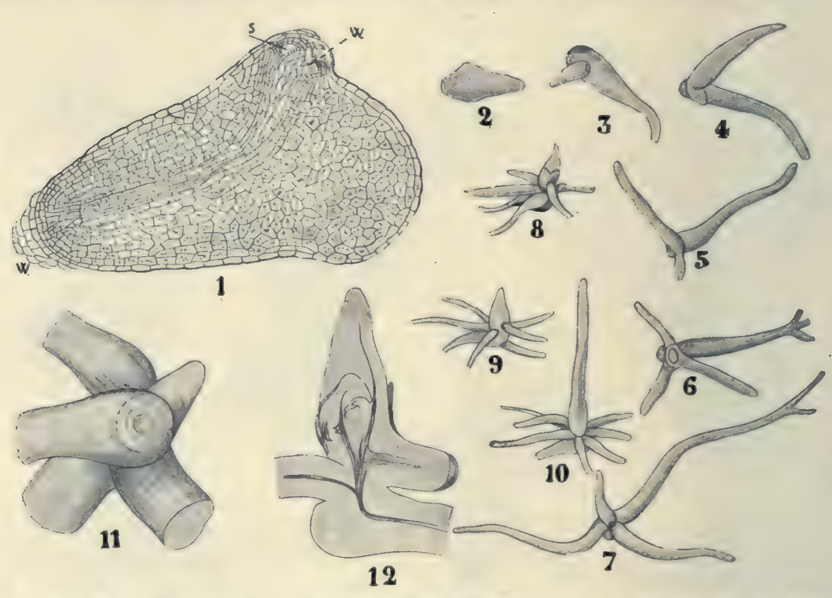


Fig. 479. Botrychium Lunaria, nach BRUCHMANN. 1 Längsschnitt eines Embryos, wie in Fig. 478, 8 abgebildet. s Stammscheitel, f Fuß, w_1 erste, w_2 zweite Wurzel. 2 Junge freie Keimpflanze mit einer Wurzel. 3—7 Idem mit 2, 3 und 4 Wurzeln. 8—10 Entwickelung des Stammscheitels, bei 8 das nach oben gerichtete junge, für die folgende Vegetationsperiode über die Erdoberfläche tretende erste Sporenblatt. 11 Junge Keimpflanze, mit 5 Wurzeln, von oben gesehen, die kreisförmige Vertiefung ist der noch sehr wenig entwickelte Stammscheitel. 12 Schematischer Durchschnitt einer jungen Keimpflanze etwa im Stadium der Fig. 9.

Im Stamm ist eine Siphonostele vorhanden, welche aber unterwärts in eine solide Haplostele übergeht. In späterem Alter entfaltet der Stengel, wie wir sahen, alljährlich ein Blatt.

Der Stamm verzweigt sich nur selten; eventuelle Seitenzweige gehen aus einer einzigen Oberflächenzelle hervor.

Das Merkwürdigste an *Botrychium* ist wohl das lange Wachstum in chlorophyllfreiem Zustand; sowohl das Prothallium wie die junge Pflanze, letztere sogar 8—10 Jahre lang, sind chlorophyllfrei, in dieser Periode werden reichlich Wurzeln, aber kaum Blätter gebildet. Weiter ist bemerkenswert, daß später nur alljährlich ein Blatt gebildet wird, und daß der fertile Blattteil der adaxialen Seite des Laubblattes entspringt. Die Sporangien sind frei und echt eusporangiat.

Alle diese Eigentümlichkeiten zeigt nun auch

Ophioglossum,

bei dem aber, meiner Auffassung nach, die Sporangien miteinander verwachsen sind. Fangen wir die Besprechung dieser Gattung mit

Ophioglossum vulgatum

an. So wie *Botrychium,* bildet *Ophioglossum* ein unterirdisches Stämmchen, welches jedes Jahr ein Blatt entwickelt, und beim fertilen Blatte ist der fertile Teil median auf der adaxialen Seite des sterilen inseriert.

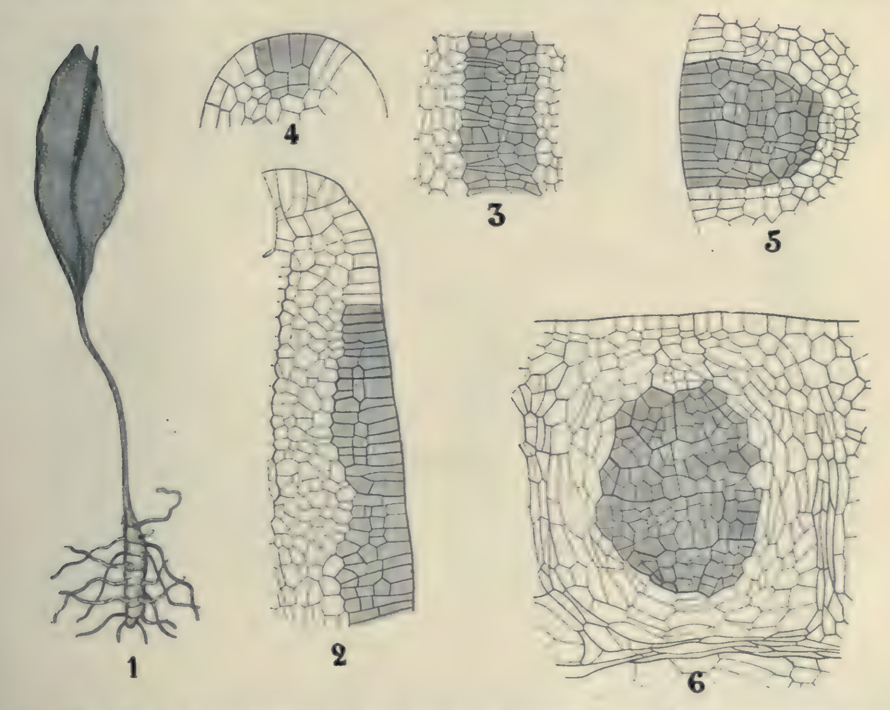


Fig. 480. Ophioglossum vulgatum, Habitus und Sporangiumentwickelung. 1 Habitus, nach GÖBEL. 2—6 Entwickelung der Sporangien, nach BOWER. 2 Längsschnitt durch eine junge Aehre; das Gewebe, in welcher die Sporangien entstehen, dunkel gehalten. 3 Tangentialschnitt durch das sporogene Gewebe. 4 Teil eines Querschnittes einer jungen Aehre. 5 Idem, älteres Stadium. 6 Längsschnitt eines Sporangiums vor der Trennung der Sporenmutterzellen, die Wände der Gefäßgewebe etwas dicker angegeben.

Beide Teile sind aber unverzweigt, und die Sporangien sind ganz in das Gewebe des ährenähnlichen fertilen Teiles eingesenkt.

Die Sporangien entstehen in zwei lateralen Reihen.

Im Gewebe dieser lateralen Streifen entstehen verschiedene gesonderte Archesporien, von je einem Tapetum umgeben. Das Ganze scheint mir am besten als ein sehr langes Synangium erklärlich, das aus einer Verwachsung von freien Sporangien, wie solche bei *Botrychium* vorkommen, entstanden ist. Wir sahen, daß synangiale Verwachsung bereits bisweilen bei *Botrychium* vorkommt, was diese Auffassung unterstützt.

Die Prothallien von *Ophioglossum* sind wie die von *Botrychium* chlorophyllfrei.

Der erste, der *Ophioglossum*-Prothallien fand, war METTENIUS, der die Prothallien von *O. pedunculosum* 1856 abbildete, während LANG 1902 die von *O. pendulum* (Ann. of Bot. 1902) beschrieb.

METTENIUS fand seine Prothallien in Töpfen im botanischen Garten zu Leipzig, in welchen diese asiatische Art kultiviert wurde; die des epiphytischen *O. pendulum* wurden von LANG und LEWIS in dem von seinen Wurzeln sowie in dem von *Asplenium nidus* und *Polypodium quercifolium* gesammelten Humus aufgefunden.

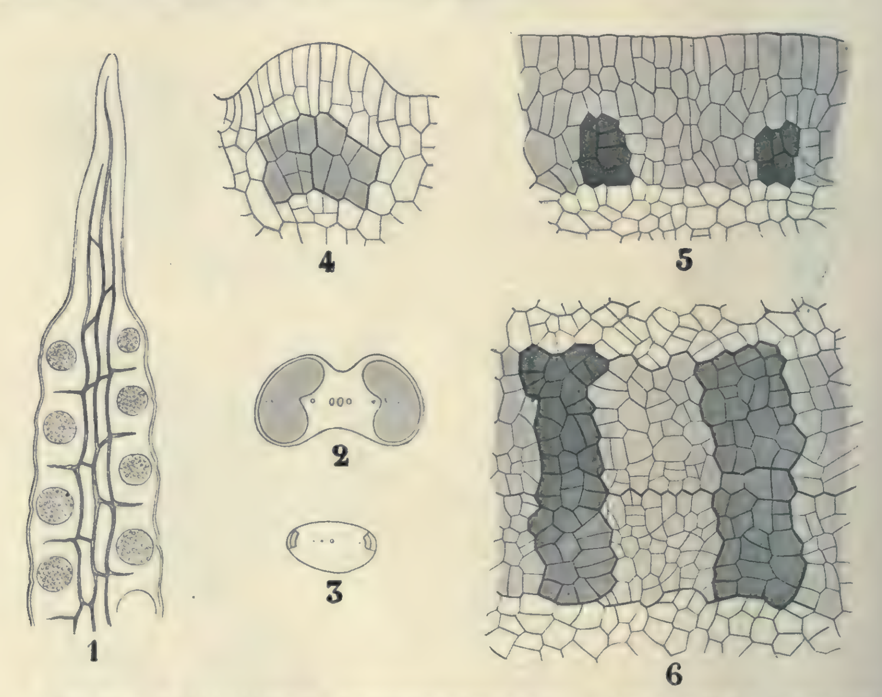


Fig. 481. Ophioglossum, Sporangienentwickelung. 1 Längsschnitt des oberen Teiles der Aehre von O. vulgatum, die Sporangien und die Gefäßbündel zeigend, nach GÖBEL. 2, 3 Querschnitte verschieden alter Aehren von O. pendulum, nach BOWER. 4—6 Entwickelung der Sporangien von O. pendulum, nach BOWER. 4 Querschnitt durch die Aehre, das sporogene Gewebe zeigend. 5 Differenzierung der Archesporgruppen, auf dem Längsschnitt gesehen. 6 Archesporgruppen im Tangentialschnitt.

Am schwersten auffindbar sind gewiß die Prothallien von *Ophioglossum vulgatum,* welche wurmartig gekrümmt und infolge ihrer braunen Farbe fast nicht von abgebrochenen Wurzelstückchen zu unterscheiden sind. Sie leben unterirdisch, und an reichen Fundorten kommen in der Regel etwa 8 pro Quadratmeter vor, in einer Tiefe von 2—10 cm. Um deren zwei zu finden, sind 3—5 Stunden eifrigen Nachspürens und Sieben der Erde nötig. Ueberflüssig ist es zu sagen, daß BRUCHMANN sie entdeckt hat.

Die Prothallien sind radiäre, langgestreckte, einfache oder verzweigte, braune, wurmförmig gekrümmte Körper, welche unterirdisch mehr oder weniger aufrecht wachsen. Oft sind sie kaum von Wurzel-

fragmenten unterscheidbar, in anderen Fällen aber, wenn sie geweihartig verzweigt sind, sind sie leichter zu sehen.

Sie besitzen keine Rhizoide. Bei einem vollständigen Prothallium ist der untere, ältere Teil stumpf, oft auch abgerundet oder sogar als ein ausgesprochen angeschwollenes Knöllchen entwickelt.

Oberwärts ist es konisch zugespitzt. Der Scheitel ist weiß, unterwärts wird es gelb und durchläuft bis zur Basis die ganze Skala bis braun. Alkohol zieht die Farbe aus. Die längsten Prothallien erreichten 6 cm. Ihr Wachstum ist aber unbegrenzt, je nachdem sie sich verlängern, sterben sie von hinten ab, und dies kann bei verzweigten

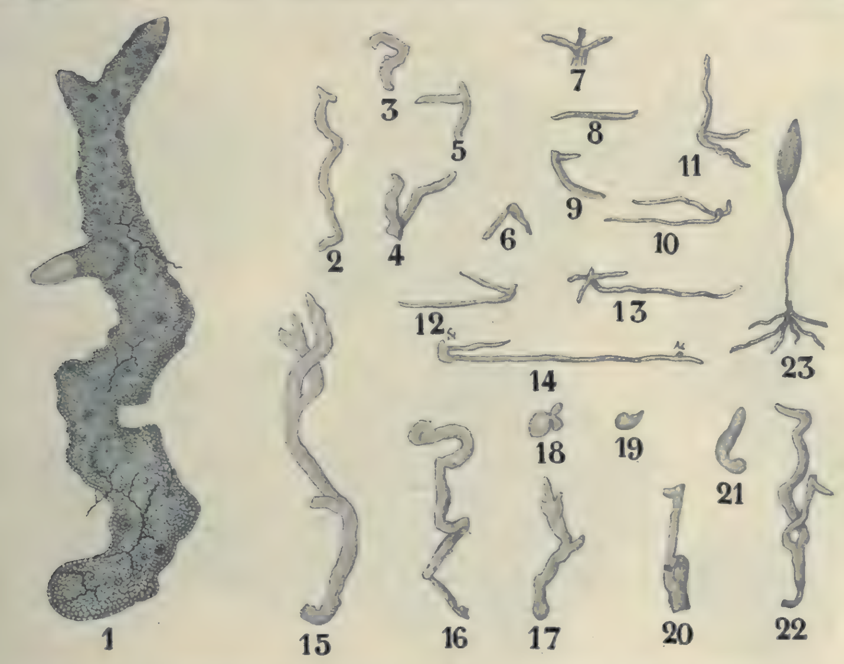


Fig. 482. Prothallien von Ophioglossum vulgatum, nach BRUCHMANN. 1 Vollständiges, einfaches Prothallium mit nach unten abgerundetem Körper, links, etwa in der Mitte, ein hervorbrechender Embryo. 19, 18, 3, 21 Prothallien. 2, 4, 15 Verzweigte Prothallien. 16 Korkzieherartig gewundenes Prothallium mit abgestorbener Basis. 17, 20, 22 Prothallien mit Adventivsprossen. 5, 7, 11 Prothallien in Verbindung mit Keimpflanzen. 8 Einwurzelige freie Keimpflanze. 9, 6, 12 Zweiwurzelige freie Keimpflanze. 14 Idem, mit Adventivsproß an der ersten Wurzel; st Stammscheitel, Ad Adventivsproß. 10 Dreiwurzelige freie Keimpflanze, 13 vierwurzelige. 23 Keimpflanze mit grünem Blatte.

Prothallien zur Isolierung der Zweige und so zu ungeschlechtlicher Vermehrung der Prothallien führen. Die Prothallien sind, so wie die von *Botrychium*, stets hermaphrodit. Beide Arten von Geschlechtsorganen sind reichlich vorhanden und über die ganze Oberfläche des Prothalliums verteilt, sie kommen aber nicht auf dem basalen Teile und nicht in unmittelbarer Nähe der Spitze vor.

Im Gegensatz zu dem dorsiventralen Prothallium von *Botrychium* ist also das Prothallium von *Ophioglossum* radiär.

Die Zahl der Geschlechtsorgane ist sehr groß, die meisten aber sind verblüht, da diese langlebenden *Ophioglossum*-Prothallien jedes Jahr doch

nur eine verhältnismäßig geringe Zahl von Geschlechtsorganen bilden. Vermutlich können die Prothallien von *O. vulgatum* ein Alter von 20 Jahren erreichen. METTENIUS fand, daß die Prothallien von *O. pedunculosum* mit ihrer Spitze über den Boden hervortreten, ergrünen und eine Art Lappenkrone bilden können. In der Natur fand BRUCHMANN nie über den Boden hervortretende Prothallien; wenn er solche aber so einpflanzte, daß ein Teil hervorragte, so ergrünte dieser Teil, bildete aber keine Lappenkrone.

Wenn die Spitze des Prothalliums beschädigt oder vernichtet wird, entstehen Adventivsprosse, welche aber auch an unbeschädigten Prothallien entstehen können.

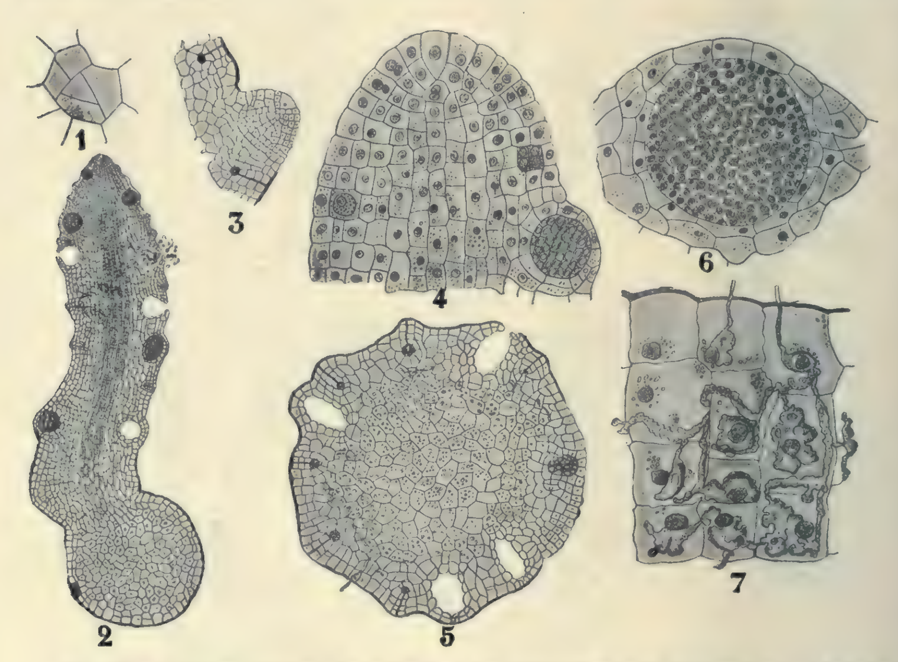


Fig. 483. Ophioglossum, Entwickelung der Antheridien nach BRUCHMANN. 1 Scheitel des Prothalliums von oben gesehen, die Scheitelzelle zeigend. 2 Längsschnitt durch ein junges Prothallium mit Antheridien und Archegonien. 3 Bildung eines Adventivsprosses an einem Prothallium. 4 Längsschnitt durch eine Spitze des Prothalliums, oben die Scheitelzelle zeigend, weiter nach unten 3 Antheridien in verschiedenen Entwickelungsstadien. 5 Querschnitt durch einen älteren, von Pilzen bereits infizierten Teil des Prothalliums. 6 Großes, fast reifes Antheridium. 7 Partie peripherischer Zellen aus einem jüngeren Teile des Prothalliums, welche eine von außen (in der Figur oben) her stattfindende Pilzinfektion zeigen.

Eine Mycorrhiza ist vorhanden, wir können also sagen, daß das Prothallium von *Ophioglossum* saprophytisch ist und vermutlich in Symbiose mit einem Pilze unterirdisch lebt.

Das Antheridium entsteht meistens dem Vegetationspunkte sehr nahe, aus einer Oberflächenzelle, welche durch ihr dichteres Plasma und ihren größeren Zellkern auffällt.

Sie teilt sich zunächst mittels einer der Oberfläche parallelen Wand in 2 Zellen, nämlich in eine äußere flache Deckelzelle und in eine innere größere. Letztere teilt sich schnell in 2, 4, 8, 16 etc. Zellen, die Spermatiden. Infolge dieser schnellen Zellteilung entsteht ein starker Druck

auf das umgebende Gewebe, und in den benachbarten Zellen treten Teilungen auf, wodurch eine niedrigzellige Wand um die Spermatidenmasse herum gebildet wird.

Die Deckelzelle teilt sich durch Zellwände, welche, von oben betrachtet, sich in einer Schraubenlinie folgen, wie bei den Teilungen in einer dreiseitigen Scheitelzelle. Durch Teilung in gewissen Segmenten entsteht eine das Antheridium bedeckende Hülle, welche in der Mitte einschichtig, an den Seiten zweischichtig ist. Das in der Mitte gebildete dreieckige Zellchen bildet die eigentliche Oeffnungsstelle des Antheridiums, es wird durchbrochen. Die Spermatozoen sind polyciliat.

Die Archegonien werden genau so wie die Antheridien durch perikline Teilung einer Oberflächenzelle angelegt, so daß sie auf diesem

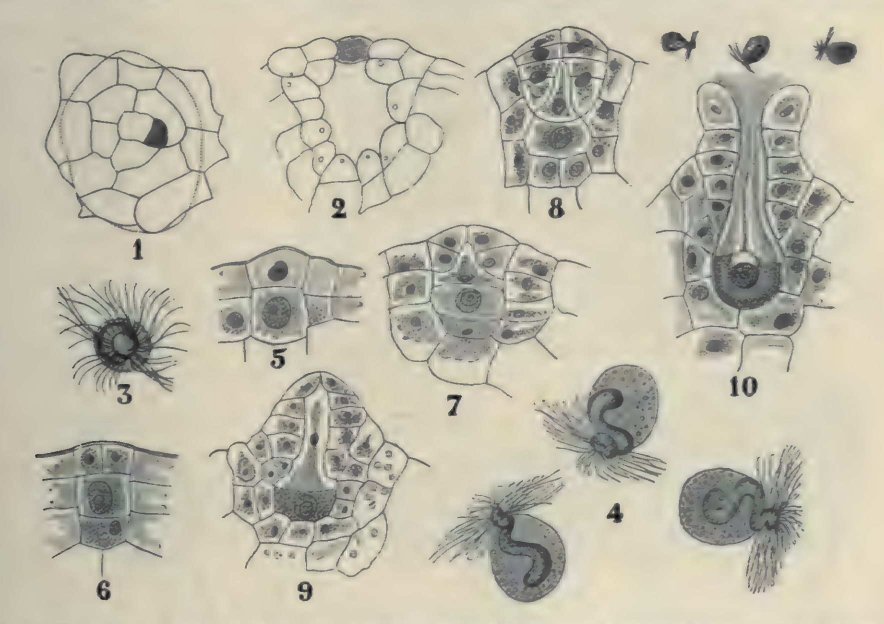


Fig. 484. Ophioglossum, Antheridien- und Archegonienentwickelung, nach BRUCHMANN. 1 Die Deckschicht eines entleerten Antheridiums, das punktierte Oval gibt den Umfang der bei tieferer Einstellung gesehenen leeren Antheridienhöhlung. 2 Kleines entleertes Antheridium. 3 Ein Spermatozoon, von oben gesehen. 4 Drei Spermatozoen, von der Seite gesehen. 5—10 Entwickelung des Archegons.

Stadium von einem Antheridium nicht unterschieden werden können. Erst wenn die äußere Zelle durch gekreuzte Wände geteilt wird, kann man erkennen, daß man es mit einem jungen Archegon zu tun hat. Obenstehende Figuren zeigen die Entwickelung wohl zur Genüge.

So wie bei *Botrychium*, entsteht am Embryo ein Fußteil und ein Hypocotyl, an dessen Ende die erste Wurzel angelegt wird. Befruchtung findet aber nur selten statt, an mehr als 30 Prothallien fand BRUCHMANN nur 3 befruchtete Archegonien. Auch hier steht die erste Wand in der Zygote senkrecht auf der Längsachse des Archegons. Nach BRUCHMANN entsteht aus der hypobasalen Hälfte die erste Wurzel und der Fuß, auch hier wird in der Nähe des Fußes, aber, nach BRUCHMANN, im epibasalen Teile, die Stammspitze und die erste Wurzel angelegt.

Auch hier lebt der Embryo 8 oder 10 Jahre unterirdisch und auch hier eilt die Entwickelung der Wurzel der des Blattes voran. Der Kotyledon ist rudimentär und ihm folgt das erste Blatt, das als kleines steriles Blättchen über den Boden hervortreten kann. Das zweite Blatt, welches im nächsten Jahre entfaltet wird, kann bereits fertil sein.

Bei anderen *Ophioglossum*-Arten entwickelt sich der Embryo in etwas anderer Weise. Darüber später. Der Umstand, daß bei *O. vulgatum* die Archegonien so selten befruchtet werden, ist wohl die Ursache gewesen für die Entstehung einer sehr ausgiebigen ungeschlechtlichen Vermehrungsweise, mittels an den Wurzeln gebildeter Adventivknospen.

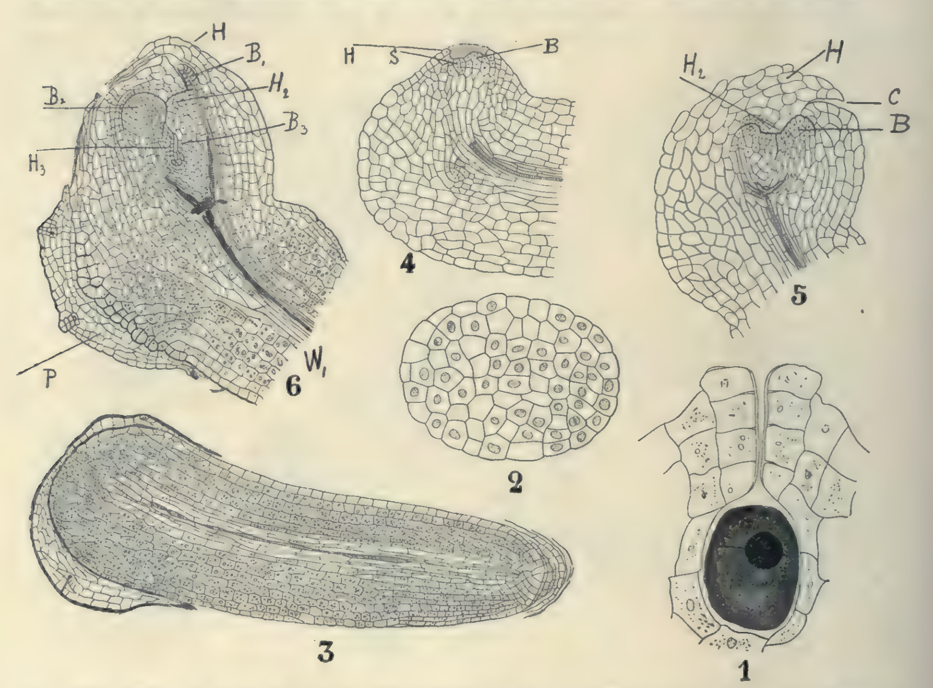


Fig. 485. Ophioglossum, Entwickelung der 2x-Generation, nach Bruchmann. 1 Erste Teilung in der Zygote. 2 Aelterer Embryo. 3 Längsschnitt durch eine junge Keimpflanze, die erste Wurzel aus dem Prothallium hervortretend. 4 Junge Keimpflanze im Längsschnitt mit der Anlage des ersten Blattes B und der Stammscheitelzelle x, die seitlichen Zellen beginnen die umschließende Hülle H zu bilden. 5 Junge Keimpflanze, im Längsschnitt, die Umwallung durch die äußere Hülle ist vollendet; C der zum Scheitel führende Kanal, neben dem Keimblatt B ist die Basis der zweiten Hülle H_2 sichtbar. 6 Größere dreiwurzelige Keimpflanze im Längsschnitt; P Prothalliumrest, W_1 erste Wurzel, abgeschnitten, H_1 erste Hülle, H_2 zweite Hülle, H_3 dritte Hülle, B_1, B_2, B_3 Blätter.

Betrachten wir jetzt noch die x-Generation der übrigen *Ophioglossum*-Arten, soweit diese bekannt geworden sind. Es sind außer von *O. vulgatum* Prothallien von *O. penduncolosum* (vermutlich synonym mit *O. moluccanum*) durch Mettenius, von *O. pendulum* durch Lang und von *O. reticulatum* durch Campbell bekannt geworden.

Da diese sämtlich von Campbell wiedergefunden worden sind und meistens in reichlichen oder besseren Exemplaren, so halte ich mich hier an den Aufsatz Campbells in den Ann. du Jardin bot. de Buitenzorg, mit dem Bemerken, daß nach Campbells Meinung unter der Art

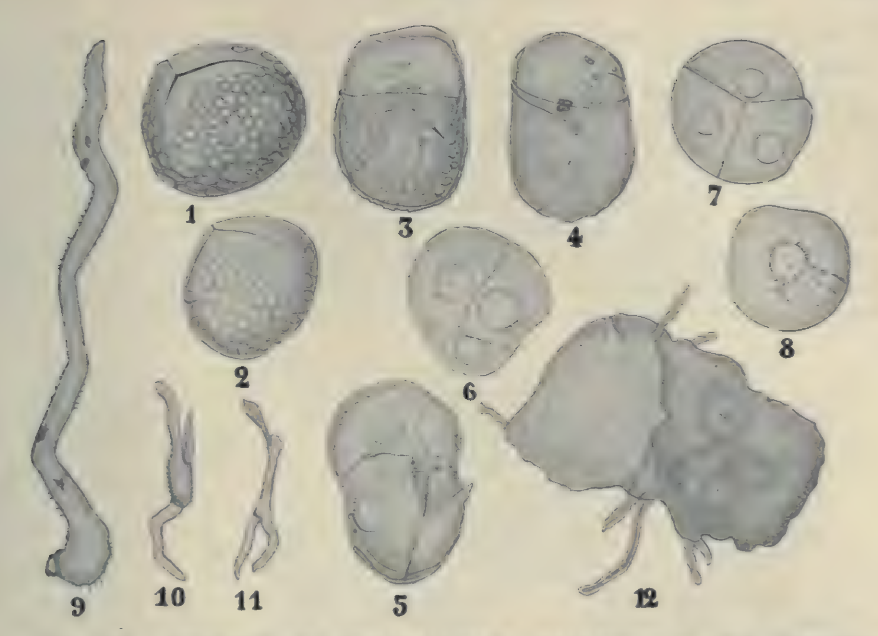


Fig. 486. Prothallien von Ophioglossum moluccanum, nach CAMPBELL. 1—5 Erste Keimungsstadien der Spore, Fig. 4 zeigt zwei Chloroplasten. 6—8 Querschnitte eines vierzelligen Prothalliums. 9 Erwachsenes Prothallium. 10, 11 Zwei Prothallien mit jungen Sporophyllen. 12 Das jüngste im Freien aufgefundene Prothallium.

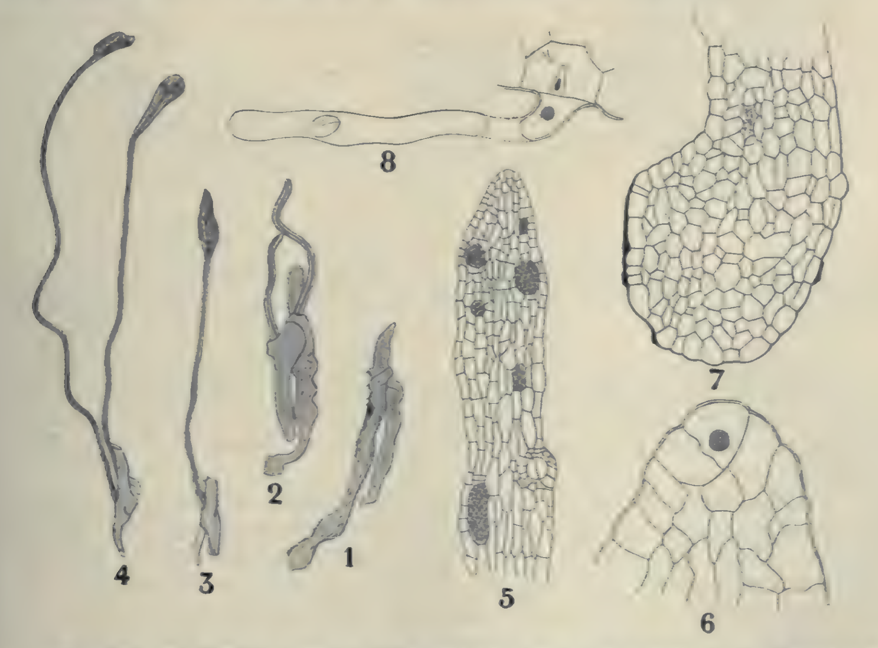


Fig. 487. Prothallien von O. moluccanum, nach CAMPBELL. 1—4 Weitere Entwickelungsstadien der 2x-Generation. 5 Medianschnitt durch die Spitze eines jungen Prothalliums. 6 Die Spitze desselben Prothalliums. 7 Längsschnitt der Basis eines alten Prothalliums. 8 Ein Prothalliumrhizoid.

O. moluccanum mehrere Arten verborgen sind, von denen *O. pedunculosum* eine ist.

Die Prothallien von *O. moluccanum* sind eigentlich nichts als eine verkleinerte Ausgabe derer von *O. vulgatum;* sie wachsen unterirdisch, treten nicht, wie die von METTENIUS beobachteten, über den Boden hervor, können aber in ihren ersten Entwickelungsstadien — zu mehr als 4 Zellen brachten sie es in CAMPBELLS Kulturen nicht — einzelne Chloroplasten bilden. Im Gegensatz zu denen von *O. vulgatum* sind sie vermutlich bloß einjährig und besitzen Rhizoide. Sie sind nur $^1/_2$—1 cm lang und verzweigen sich nicht. Die Prothallien von *O. reticulatum* sind ihnen täuschend ähnlich.

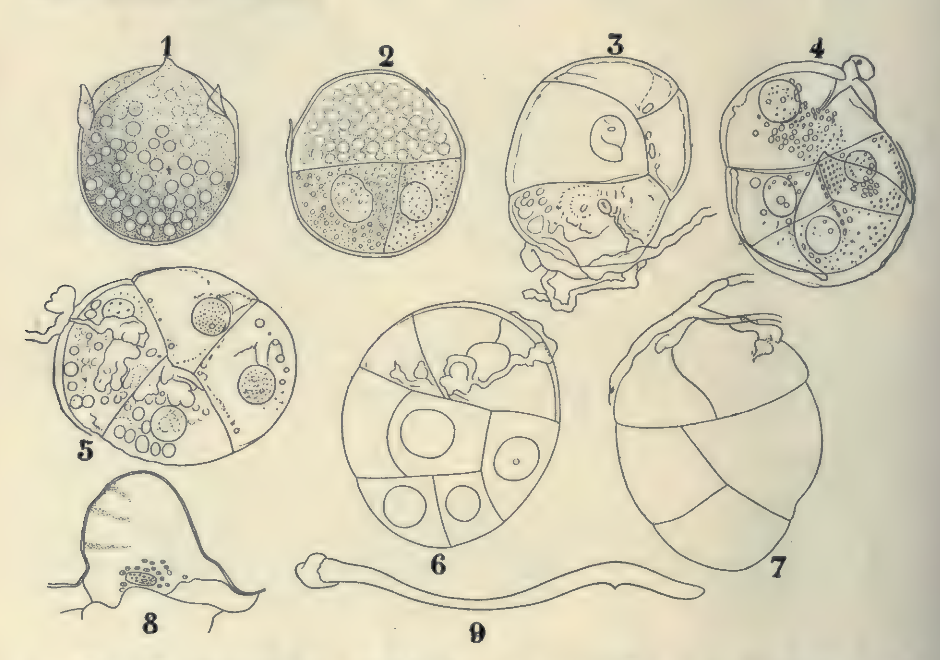


Fig. 488. Prothallien von Ophioglossum pendulum, nach CAMPBELL. 1—7 Erste Entwickelungsstadien des Prothalliums, die frühzeitige Infektion mit der Mycorrhiza zeigend. 8 Einzelliges Haar von der Oberfläche des Prothalliums. 9 Prothallium.

Die langlebigen Prothallien von *O. pendulum* hingegen, bisweilen zu Hunderten in der bis 25 kg schweren Humusmasse, welche von *Asplenium nidus* gesammelt wird, vorkommend, sind sehr stark verzweigte brüchige Körper, die infolge dieser Eigenschaft sich durch Zerstückelung reichlich vermehren.

Die älteren Teile sind dunkelbraun, die Spitzen so wie bei *O. moluccanum,* weiß. Sie bilden oft sternförmige Massen von 1,5 cm Durchmesser. Durch den Druck der Blätter von *Asplenium nidus,* zwischen welchen sie wachsen, sind sie oft stark flachgedrückt. Künstliche Aussaat der Sporen lieferte zwölfzellige Prothallien ohne eine Spur von Chlorophyll.

In bezug auf die Embryoentwickelung unterscheidet CAMPBELL 3 Typen. Bei *O. vulgatum* wird, wie wir sahen, sofort das Hypokotyl mit der Wurzel und der Plumula angelegt, CAMPBELL betrachtet Hypo-

kotyl und Wurzel zusammen als Wurzel und sagt deshalb, daß Wurzel und Stamm angelegt werden; das Laubblatt entwickelt sich erst spät, der Kotyledon ist rudimentär. Bei *O. moluccanum* wird nach CAMPBELL nur eine Wurzel und ein Kotyledon gebildet und bei *O. pendulum* nur eine Wurzel.

Nach CAMPBELL entsteht bei beiden der Stammvegetationspunkt als eine adventive Knospe auf der Wurzel.

Es scheint nun natürlicher anzunehmen, daß wir es hier mit einem stark reduzierten Hypokotyl zu tun haben, welches zunächst eine primäre Wurzel und erst später die Plumula bildet, bei welcher also die Wurzelentwickelung der Blattentwickelung voraneilt, so daß wir hier nur eine Modifikation der bei *Botrychium* beobachteten Vorgänge vor uns haben.



Fig. 489. Prothallien von O. pendulum, nach CAMPBELL. 1—9 Verschiedene Prothallienformen. S Sporophyt. 10 Längsschnitt durch einen Teil eines großen Prothalliums, die punktierten Stellen deuten die Verteilung der Mycorrhiza an.

Wenden wir uns jetzt der letzten Gattung der *Ophioglossales*

Helminthostachys

zu, welche nur eine Art, *H. zeylanica*, enthält. Sie ist von allen übrigen *Ophioglossalen* durch ihren kriechenden Wurzelstock und ihre wohlentwickelten, nicht scheidig verwachsenen Stipeln, welche ihre Verwandtschaft mit den *Marattiales* sofort verraten, verschieden.

Auch sie bildet meistens nur ein Blatt in einer Vegetationsperiode. Das Laubblatt ist so ziemlich handförmig geteilt, und ihm entspringt, wie bei den übrigen *Ophioglossalen*, adaxial die fertile Aehre, welche aufrecht steht und anscheinend radiär gebaut ist, deren Entwickelung aber zeigt, daß die kurzen sporangientragenden Aussprossungen in zwei lateralen breiten Reihen gebildet werden.

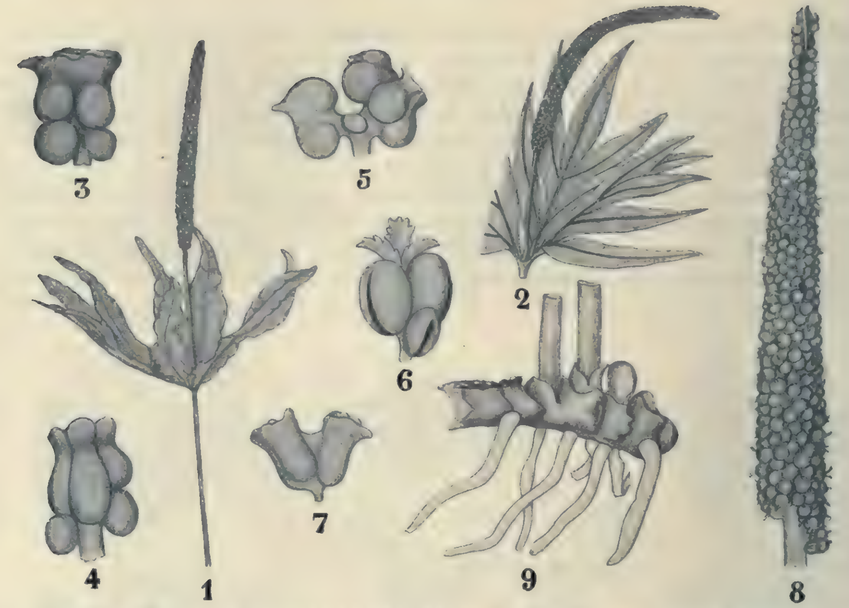


Fig. 490. Helminthostachys zeylanica. 1 Habitus, nach einem lebenden Exemplar im Garten zu Kew. 2 Steriler und fertiler Teil des Blattes, nach HOOKER-BAKER. 3—7 Verschiedene Sporangiophoren. 6 Eine solche mit blattartiger Endung und aufgesprungenen Sporangien, nach HOOKER-BAKER, die übrigen nach GÖBEL. 8 Fertile Aehre, nach GÖBEL. 9 Rhizom, nach FARMER und FREEMAN, die freien Stipeln zeigend.

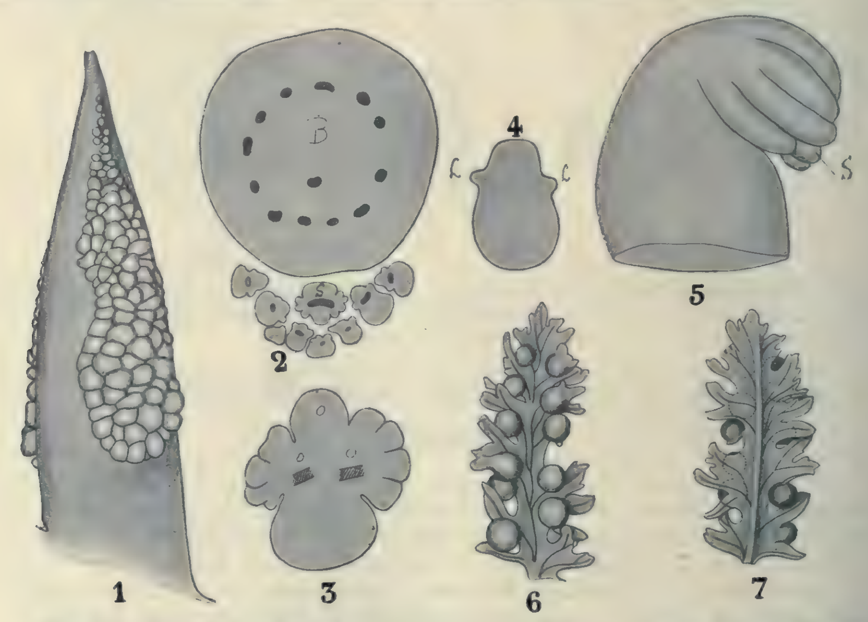


Fig. 491. Helminthostachys zeylanica, nach GÖBEL. 1 Junges Sporophyll, schief von der Seite gesehen, die bilaterale Anlage der Sporangiophoren zeigend. 2 Querschnitt durch ein Blatt. B Blattstiel, S Sporophyll, letzteres umgeben von den Fiederblättchen des sterilen Blattteiles. 3 Querschnitt eines Sporophylls. 4 Querschnitt eines jüngeren Laubblattes. L Laminaranlagen. 5 Jüngeres Blatt von der Seite, die sterilen Blattfiedern bedecken das Sporophyll S, dessen Spitze jetzt noch hervorragt, später aber auch bedeckt ist. 6, 7 Blattartige Sporangiophoren.

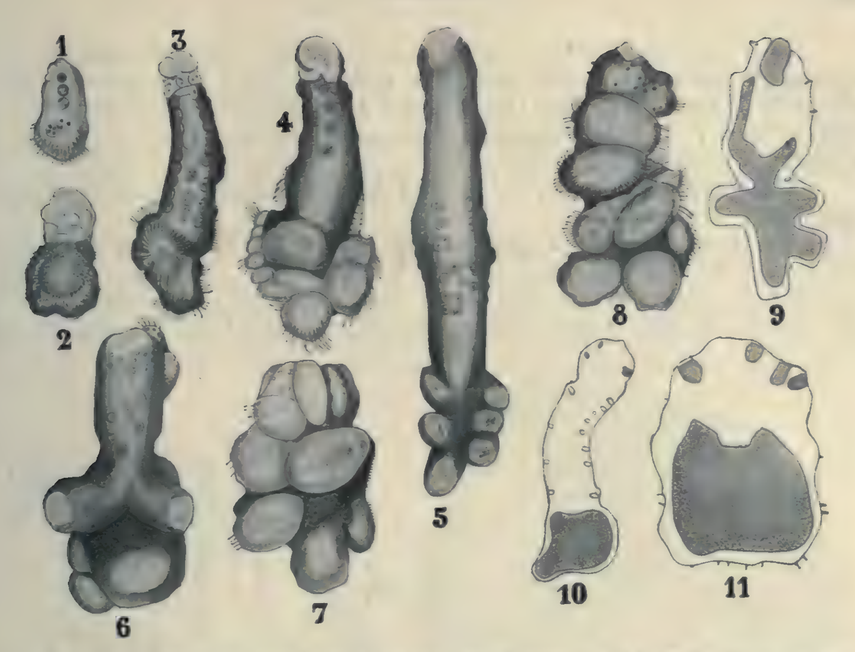


Fig. 492. Prothallien von H. zeylanica, nach LANG. 1, 2 Zwei der kleinsten aufgefundenen Prothallien. 3—5 Drei männliche Prothallien. 6 Prothallium mit Antheridien und nahe der Spitze mit Archegonien und einem Embryo. 7, 8 Zwei weibliche Prothallien mit Embryonen. 9 Längsschnitt durch ein weibliches Prothallium, 10 durch ein männliches, 11 durch eines der kleinsten aufgefundenen Prothallien.

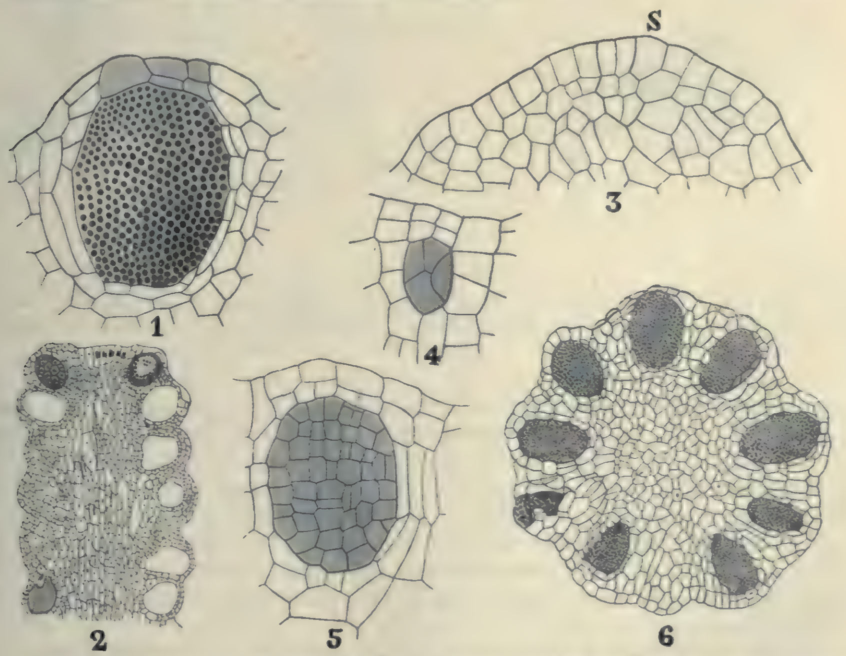


Fig. 493. H. zeylanica, nach LANG. 1 Längsschnitt durch ein fast reifes Antheridium. 2 Längsschnitt durch den fertilen Teil eines männlichen Prothalliums. 3 Längsschnitt durch die Spitze desselben, die Segmentierung der Scheitelzelle S zeigend. 4 Längsschnitt durch ein junges Antheridium, 5 durch ein älteres. 6 Querschnitt durch die Antheridienregion.

Diese sporangientragenden Aussprossungen können einfach oder verzweigt sein; sie tragen meistens mehrere große Sporangien, welche oft in 2 Etagen und dann in radiärer Anordnung übereinander stehen. Der untere Teil der sporangientragenden Aussprossungen ist meistens stielartig verschmälert.

Der obere Teil ist verbreitert, so daß das Ganze an ein *Equisetum*-Sporophyll erinnert.

Die Sporangien sind gewöhnliche, nicht zu Synangien vereinigte, eusporangiate Sporangien.

Die Prothallien sind von LANG entdeckt und beschrieben worden. Sie wurden in der Humusschicht eines Waldes auf Ceylon gefunden, der

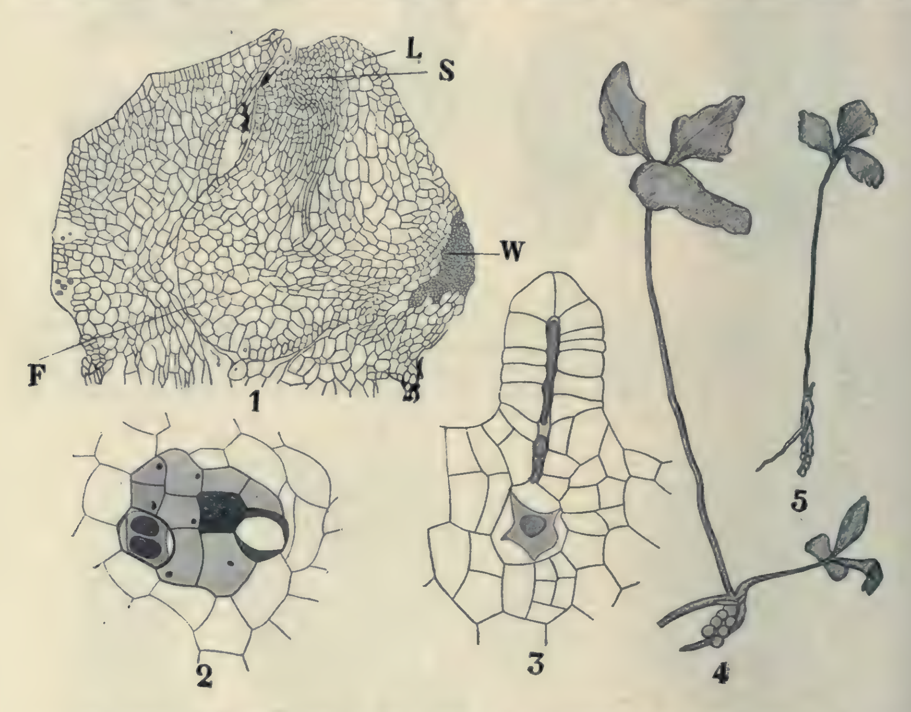


Fig. 494. H. zeylanica, nach LANG. 1 Medianschnitt eines Embryos. F Fuß, W erste Wurzel, L erstes Blatt, S Stammspitze. 2 Oberansicht eines geöffneten Antheridiums, die zwei Oeffnungszellen zeigend. 3 Archegonium. 4, 5 Keimpflanzen.

periodisch überflutet wurde. Sie sind oberirdisch und vollkommen saprophytisch und bestehen aus einem gelappten Basalteile, welcher vegetativ ist, und einem zylindrischen fertilen Teile. Wachstum findet, so wie bei *Ophioglossum*, mittels einer Scheitelzelle statt; der vegetative Teil trägt Wurzelhaare, durch welche ein endophytischer Pilz eintritt.

Die Prothallien wachsen etwa 5 cm unter der Bodenoberfläche, sind braun, die Spitze und die jüngeren Teile jedoch weiß. Die Prothallien sind, wie die von *Equisetum*, unvollkommen männlich und weiblich differenziert.

Rein männliche Prothallien kommen vor, die weiblichen bilden aber fast ausnahmslos anfangs einige wenige Antheridien. Der Embryo scheint sich zo ziemlich wie bei *Botrychium* zu entwickeln.

Werfen wir jetzt einen

Rückblick auf die *Ophioglossalen*,

so sehen wir, daß wir mit echten Eusporangiaten zu tun haben und daß es also auf der Hand liegt, ihren Anschluß an die *Marattialen* zu versuchen.

Die eigentümlichen Prothallien machen dabei keine Schwierigkeit, im Gegenteil zeigt die Entwickelung der Archegonien und Antheridien große Uebereinstimmung mit der der *Marattiales*.

Auch die ersten Teilungen in der Zygote und die abweichende Form läßt sich sehr gut durch ihre saprophytische Lebensweise erklären und sie von einem *Marattiaceen*-Prothallium mit seinem Polster ableiten.



Fig. 495. Verschiedene Arten von Ophioglossum. 1, 2 O. pendulum, nach HOOKER-GREVILLE. 3, 4 O. moluccanum. 5 O. bergianum. 6 O. palmatum. 3—6 nach Exemplaren im Leidener Reichsherbarium.

Auch läßt sich kaum bezweifeln, daß die *Ophioglossales* eine natürliche Gruppe bilden; die eigenartige Weise, in welcher das sporangientragende Organ aus der adaxialen Seite des Laubblattes entspringt, zeigt dies zur Genüge.

Der adaxiale Ursprung ist auch meistens bei so abweichenden, mehrere fertile Aehren tragenden Formen, wie *Ophioglossum palmatum* deutlich, denn wenn bei diesen auch bisweilen eine marginale Aehre gebildet wird, so ist dies doch eine große Ausnahme.

Betrachten wir nun diese Aehren für sich, so kann meines Erachtens kein Zweifel daran sein, daß wir es hier mit metamorphosierten Blättern oder Blattteilen zu tun haben, und ich halte dann auch die sporangientragenden Auswüchse von *Helminthostachys* für metamorphosierte Blattzipfel. Die Aehre scheint mir hier ebenso leicht von einem gewöhn-

lichen Blatte ableitbar wie z. B. bei *Aneimia rotundifolia.* Daß es kein Organ sui generis und etwa allein der Sporangienproduktion fähig ist, zeigt *Botrychium*, das gar nicht selten Sporangien auf den sterilen Blattteilen bildet, und die fertilen Teile vieler *Botrychium*-Arten ließen sich gar nicht unschwer von einem Blatte ableiten wie das von *Thyrsopteris*, bei dem bloß die unteren Verzweigungen des Blattes fertil sind.

Ich kann denn auch BOWER nicht folgen, wenn er den adaxialen Ursprung dieses sporangientragenden Organes für so wichtig hält, daß er sie mit den Sporangiophoren, welche der adaxialen Seite des *Sphenophyllum* - Blattes entspringen, homologisiert.



Fig. 496. 1—7 Verschiedene Formen von Botrychium simplex, nach LUERSSEN. 8 Ophioglossum vulgatum, nach LUERSSEN.

Schon die älteren Botaniker haben eingesehen, daß der fertile Teil ein metamorphosiertes Blatt oder ein Blattzipfel ist, welchem das Laminargewebe fehlt, und eine Betrachtung der *Botrychium*-Aehre macht dies sofort klar, während auch Vergrünungen der *Helminthostachys* - Aehre diese Auffassung unterstützen.

Zwar weicht auf den ersten Blick die Aehre von *Ophioglossum* bedeutend ab, aber wenn wir kleine Exemplare von *Botrychium simplex* betrachten, sehen wir, wie die *Ophioglossum*-Aehre davon leicht abgeleitet werden kann, wenn man annimmt, daß die Sporangien seitlich verwachsen sind.

Die älteren Botaniker meinten denn auch, daß die eigentümliche Struktur des fertilen *Ophioglossum*-Blattes dadurch verursacht würde, daß ein fertiles, auf eine Aehre reduziertes Blatt mit einem sterilen im Stielteile verwachsen war.

Anatomie und Entwickelungsgeschichte zeigen aber, daß dies nicht richtig sein kann, der fertile Teil entspringt dem Laubblatte.

Müssen wir es deswegen mit dem Sporangiophor von *Sphenophyllum* homologisieren?

Meines Erachtens nicht, mir scheint nur daraus zu folgen, daß die fertile Aehre kein ganzes Blatt, sondern ein „Blattzweig“ ist, eine

Ansicht, die mit unserer Auffassung der Homologie von Stengel und Blatt übereinstimmt.

Eine solche adaxiale Blattspaltung mit Anschluß des Gefäßbündels des Seitenlappens an das des Blattes, wie dies bei *Ophioglossum* vorkommt, ist übrigens keineswegs auf diese Gattung beschränkt.

Bei *Adoxa moschatellina* fand Frl. H. de Bruyn bei einer Anzahl von Exemplaren adaxial gespaltene Perigonblätter, bei denen der Lappen genau dieselbe Stellung zum Perigonblatte einnahm wie die fertile Aehre des *Ophioglossum*-Blattes zum sterilen Blattteile, und auch dieselbe Art

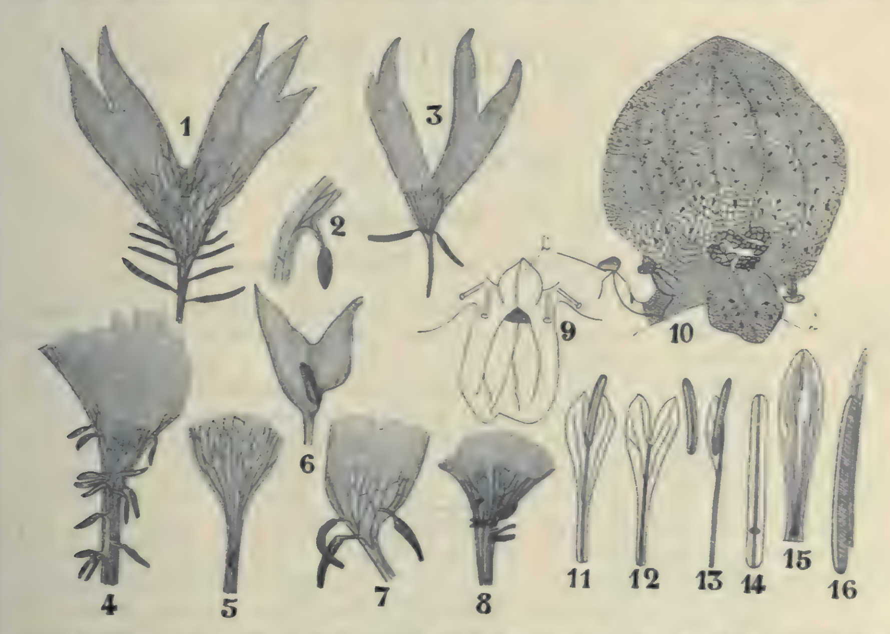


Fig. 497. 1—8 Verschiedene Formen von O. palmatum, nach Bower. 9, 10 Adaxial gespaltene Perigonblätter von Adoxa moschatellina, nach Frl. de Bruyn. L der zurückgeschlagene adaxiale Blattlappen, welcher in Fig. 9 deutlich den Anschluß seines Gefäßbündels an das Gefäßbündel des Perigonblattes zeigt. 11—16 Adaxial gespaltene Staubfäden von Barbacenia, nach Goethart. 11 In der Vorderansicht. 12, 14, 15 Die fertilen und sterilen Teile gesondert. 13, 16 Im Längsschnitt.

von Gefäßbündelanschluß (Fig. 497, 9, 10), und will man ein Beispiel haben für ein adaxial gespaltenes Blatt, bei welchem der eine Lappen fertil geworden ist, so bieten die Stamina von *Barbacenia* gute Fälle, wie vorstehende Zeichnungen (Fig. 497, 11—16) von Dr. Goethart zeigen.

Summa summarum scheint mir nichts dagegen einzuwenden, wenn man die *Ophioglossales* von den *Marattiales* ableitet.

Zu letzteren zeigt nun wohl zweifellos die ausgestorbene, sehr interessante Gruppe der *Cycadofilices* Beziehungen, welche wir jetzt besprechen wollen.

Vierundvierzigste Vorlesung.

Die Polyciliaten.

IV. Die Cycadofilices.

Die Cycadofilices oder Pteridospermae

sind, wie die *Lepidocarpen* samenbildende *Lepidodendraceae* sind, samenbildende *Marattiales,* wenn ich damit auch nicht sagen will, daß sie unmittelbar an diese angeschlossen werden müssen; wahrscheinlicher ist es meines Erachtens, daß *Marattiales* und *Cycadofilices* zwei in verschiedenen Richtungen differenzierte Zweige der *Primofilices* sind.

Es ist noch nicht lange her, daß man meinte, die Pflanzen mit „Samen“ seien verhältnismäßig jungen Ursprungs und wenigstens in der Kohlenperiode hätten „Samenpflanzen“ gänzlich gefehlt.

Unser hier nach OLIVER reproduziertes Diagramm (Fig. 498), auf welchem die Samenpflanzen durch graue Stücke, die Nicht-Samenpflanzen durch schwarze angegeben sind, zeigt das Unbegründete dieser Auffassung.

Es fragt sich also, welchem Umstande diese Veränderung in unserer Meinung zuzuschreiben ist, ist diese eine Folge einer plötzlichen Entdeckung von Karbon-Samenpflanzen, oder haben neue Forschungen gezeigt, daß Reste, welche wir früher als zu den Nicht-Samenpflanzen gehörig betrachteten, von Samenpflanzen herrühren?

Letzteres ist der Fall. Bis vor verhältnismäßig kurzer Zeit herrschte fast ausnahmslos die Meinung, daß die Kohlenperiode die Periode der *Marattiales* und verwandter Farne war. In allen Minen wurden nämlich in großen Mengen Blattstücke gefunden, welche durch ihre Nervatur und Struktur, ja sogar durch ihre Fruktifikation *Marattialen* täuschend ähnlich sahen, und es haben denn auch wohl zweifellos damals *Marattiales* gelebt.

Hätte man sich darauf beschränkt, nur die fruktifizierenden Blattreste mit *Marattialen* zu identifizieren, so wäre der Irrtum, hier von einer Periode der *Marattialen* par excellence zu reden, nicht begangen worden, aber die sterilen Blätter glichen *Marattialen* so sehr, daß man meinte, sie ruhig dieser Gruppe zurechnen zu können.

Dennoch gibt es eine noch jetzt lebende Pflanze, welche zeigt, wie leicht man, nur auf Merkmale der sterilen Blätter sich stützend, sich irren kann.

Es ist dies *Stangeria paradoxa*, eine *Cycadee* aus Natal, deren Laub einem Farn so ähnlich sieht, daß sie in sterilem Zustande zweimal als solcher unter den Namen *Lomaria coriacea* und *L. leiopus* KUNZE be-

schrieben wurde, eine Warnung, mit der Deutung steriler fossiler Blätter recht vorsichtig zu sein, da sie offenbar ebensogut Samenpflanzen wie Farnen angehört haben können. Es hat sich nun in der Tat herausgestellt, daß ein großer Teil der früher als *Marattialen* betrachteten Blattreste zu Samenpflanzen gehört hat; das gilt in erster Linie von den sterilen, aber auch von einem Teil der fertilen; es hat sich nämlich gezeigt, daß einige von ihnen als die Mikrosporophylle von Samenpflanzen

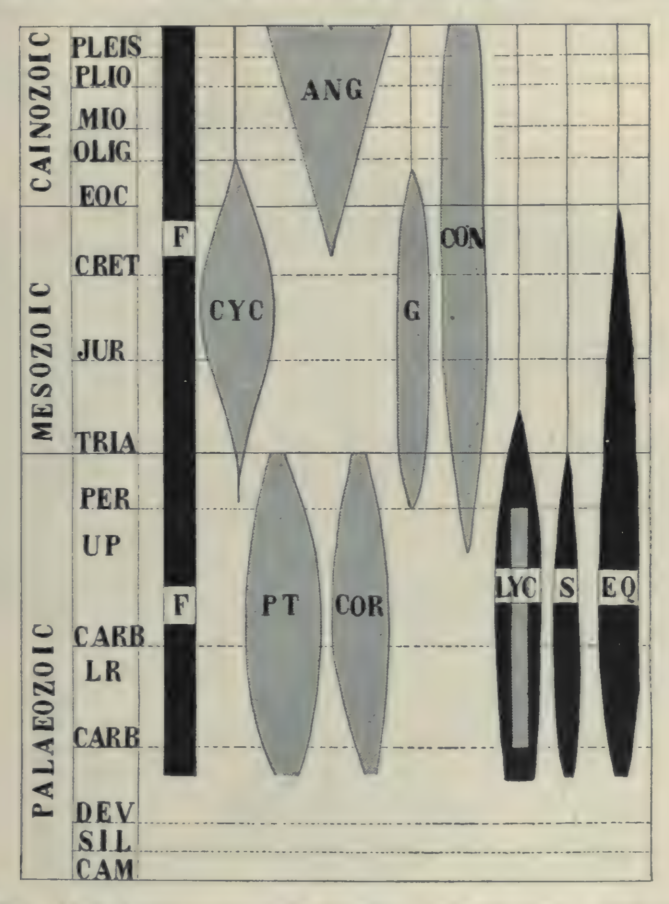


Fig. 498. ANG Angiospermae, CON Coniferae, COR Cordaiteae, CYC Cycadophyta, EQ Equisetineae, F Filicineae, G Ginkgoales, LYC Lycopodineae, PT Pteridospermeae oder Cycadofilices, S Sphenophyllales.

anzusprechen sind und zwar, nachdem *Cycadeen*-artige Früchte mit diesen farnartigen Blättern zusammen gefunden worden waren, so daß die Pflanzen als Uebergangsformen zwischen Farnen und *Cycadeen* betrachtet werden müssen. Man hat sie deshalb in der Gruppe der *Cycadofilices* oder *Pteridospermae* untergebracht.

Daß wir diese Organismen so lange für Farne gehalten haben, liegt außer an der diesen so ähnlichen Blattform auch an dem Umstande, daß sie ihre Samen sehr leicht abwarfen, wodurch diese so selten in Zusammenhang mit den Blättern gefunden werden. Dennoch war das über-

wiegende Vorkommen steriler „Farnblätter“ im Karbon älteren Botanikern schon aufgefallen, die diese Tatsache zu erklären versuchten.

So hatte Austin 1849 auf der British-Association-Versammlung während der Demonstration eines fossilen Farnblattes aus dem Karbon die Meinung geäußert, daß das Vorkommen von so vielen sterilen Blättern darauf hinweise, daß in unseren Breiten im Karbon die Temperatur zu niedrig gewesen sei um diese Pflanzen in den Stand zu setzen zu fruktifizieren, und Stur hatte 1883 schon eine Anzahl bis dahin als *Marattiales* betrachteter Genera aus dieser Gruppe ausgewiesen.



Fig. 499. Größeres Blattstück vom Blatte eines Lyginodendron (Sphenopteris Hoeninghausii), nach Potonié.

In seiner Arbeit „Zur Morphologie und Systematik der Kulm- und Karbonfarne“ (Bd. 88 der Sitz.-Ber. d. k. k. Akad. der Wissenschaften, I. Abt., 1883), sagt er S. 6 des Separatabdruckes:

„Die Erfahrung, daß im Kulm und Karbon fertile Farnreste sehr häufig zu finden sind und daß in den hier zu erörternden Gattungen die vorwiegende Anzahl der Arten tatsächlich mit ihren Fruktifikationen vorliegt, macht den Beobachter darauf aufmerksam, daß wir in den genannten Formationen einer großen Menge von Blattresten begegnen, die wir unter den Namen *Neuropteris, Alethopteris, Odontopteris, Dictyopteris* etc.

bisher für Farne gehalten haben, die aber trotz spezieller Aufmerksamkeit vieler Forscher bisher noch nie mit Farnfruktifikationen bedeckt gefunden wurden, daher wohl auch keine Farne sein können. Diese findet daher der freundliche Leser im Nachfolgenden als Nichtfarne nicht besprochen, und ich behalte es mir vor, in einer nächsten Publikation meine Erfahrung über die Natur dieser fossilen Reste den Fachgenossen vorzulegen."

Das scheint aber durch STURS Tod verhindert worden zu sein.

Der erste, der aus anatomischen Gründen die Uebergangsgruppe der *Cycadofilices* aufstellte, war POTONIÉ, während die Entdeckung der Fruktifikationen, wodurch die Existenzberechtigung dieser Gruppe bewiesen wurde, OLIVER und SCOTT zuteil wurde.

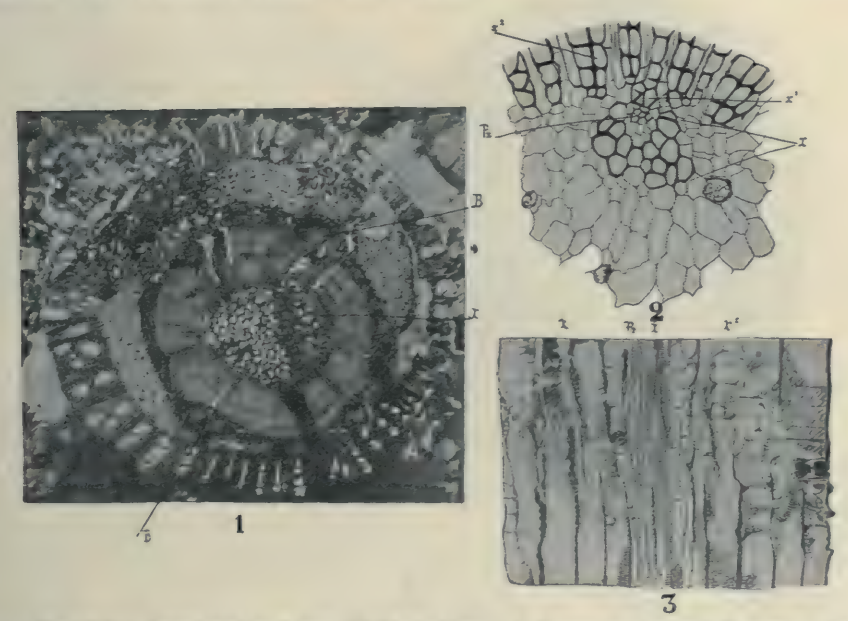


Fig. 500. Lyginodendron Oldhamium. 1 Querschnitt eines Stammes, nach HÖRICH. x Primäre Xylembündel, das Mark umgebend, B Blattbündel. 2 Querschnitt durch einen primären Xylemstrang des Stammes, sowie der anliegenden Gewebe, nach WILLIAMSON und SCOTT. Px Protoxylem, x zentripetales primäres Xylem, x^1 zentrifugales primäres Xylem, x^2 sekundäres Xylem. 3 Radialschnitt eines primären Xylemstranges, nach WILLIAMSON und SCOTT, Buchstaben wie in Fig. 2.

Fangen wir die Betrachtung dieser Gruppe mit

Lyginodendron Oldhamium

an. Nach den gefundenen Resten zu urteilen, war *Lyginodendron Oldhamium* vermutlich eine Pflanze vom Habitus eines Baumfarns (Fig. 504) mit großen, zweimal gefiederten Blättern, welche jedoch, wie neuere Funde großer Blattflächen zeigen (Fig. 499), auch noch dichotom sich gabelten.

Die bis jetzt gefundenen Stämme haben einen Querschnitt von höchstens 4 cm. Die Pflanze[1]) wurde 1866 von BINNEY entdeckt, aber erst 1873 von WILLIAMSON gut beschrieben. Auf dem Querschnitt zeigt

1) Folgendes ist zum großen Teile, oft fast wörtlich von SCOTTS Aufsatz im Progressus entliehen.

der Stamm ein umfangreiches Mark, von einem Holzkörper und einer Rinde umgeben, und der zwischen beiden letzteren vorhandene Cambiumring ist oft vorzüglich erhalten.

Holz und Phloem besitzen radiär angeordnete Elemente und sind offenbar Produkte sekundären Dickenwachstums. Die ganze Struktur ist zweifellos *Cycas*-artig. Dennoch gibt es zwischen dem *Cycadeen*-Stamm und dem von *Lyginodendron* einen wichtigen Unterschied.

Bei *Lyginodendron* sind nämlich an der Innenseite des sekundären Holzes 5—9 primäre Xylembündel vorhanden, welche den *Cycadeen* fehlen.

Bevor Dickenwachstum eintrat, lag selbstverständlich vor jedem Xylembündel ein Phloemstrang, so daß in dem primären Stamm von *Lyginodendron* wohl sicher 5—9 kollaterale Bündel vorhanden waren.

Diese Bündel gehören nun zum Blattbündelsystem der Pflanze, sie laufen quer durch den sekundären Holzring nach außen, treten in die Rinde ein und treten dort natürlich wieder als kollaterale Bündel hervor.

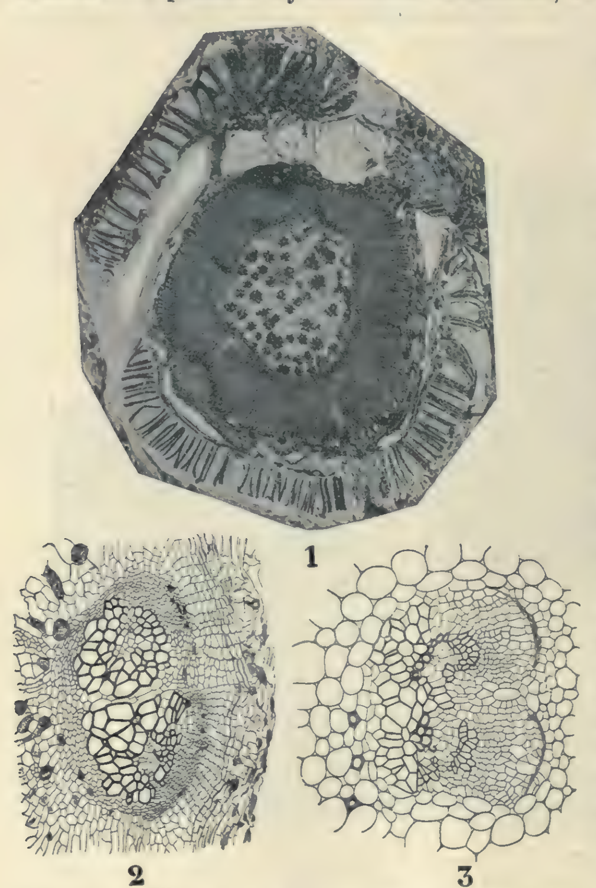


Fig. 501. 1 Lyginodendron Oldhamium, nach Scott. Querschnitt eines großen Stammes, das Mark mit vielen dunklen sklerotischen Gruppen zeigend, sowie die Stränge primären Holzes an der Peripherie des Markes, weiter nach außen die breite Zone sekundären Holzes, Phloem, Pericykel und Rinde. Mehrere Blattbündel außerhalb des Holzes. Rechts die Basis einer Wurzel. 2 Lyginodendron oldhamium, nach Scott. Doppelte Blattspur und anliegende Gewebe im Querschnitt. 3 Stangeria paradoxa, nach Scott. Doppelte Blattspur im Querschnitt zum Vergleich mit Fig. 2.

Während seines Verlaufes in der Rinde gabelt sich jedes Blattbündel, und es zeigt sich, daß die Blattbündel von *Lyginodendron* genau dieselbe Struktur wie die von rezenten *Cycadeen* haben. Bei beiden ist das Xylem mesarch und der zentripetale Teil größer als der zentrifugale.

Wir können also sagen, daß die Struktur des *Lyginodendron*-Stammes auf diesem Stadium, nach Eintritt des Dickenwachstums, entschieden dem Typus der *Cycadeen* angehört.

Man hat aber einige junge Stämme gefunden, bei welchen das Dickenwachstum noch nicht angefangen hatte, und diese haben nach

Scott eine Struktur, welche große Uebereinstimmung mit der des *Osmundaceen*-Stammes zeigt. Darüber sagt Scott in seinen Studies p. 321: „In some cases small stems are found which are not merely young, but really have a different structure from the usual kind. Some of these little stems have a very small pith, surrounded by a more or less continuous ring of primary Xylem instead of by separate bundles. These specimens may very likely by the stems of seedlings or very young plants, which had not yet attained their normal structure. We know that the embryonic stem of an Osmunda has a continuous ring of xylem, while in the later-formed parts of the axis, this is gradually replaced by a ring of distinct bundles."

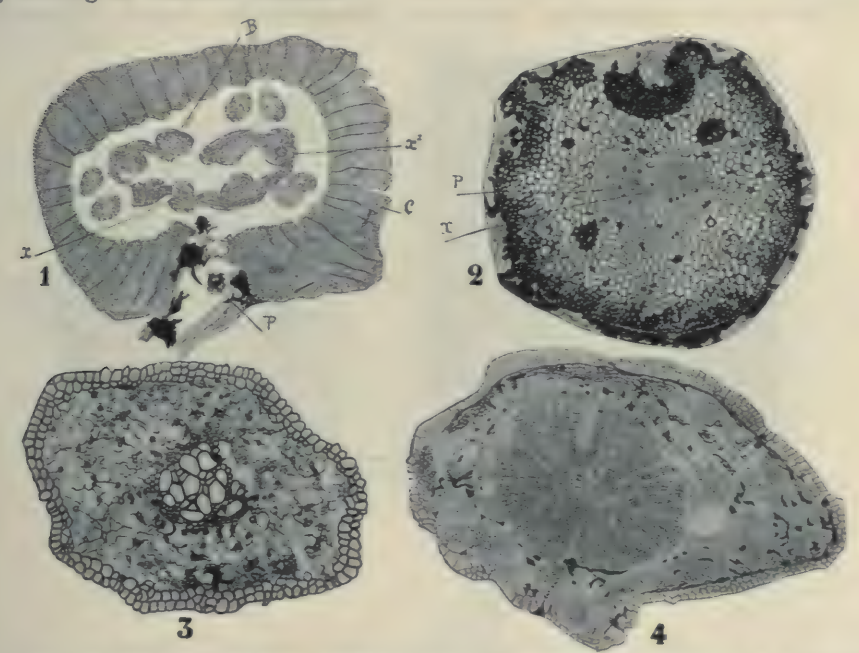


Fig. 502. Lyginodendron Oldhamium, nach Scott. 1 Querschnitt eines sehr jungen Stammes, am Anfang des Dickenwachstums. x Einer der sechs primären Xylemstränge, welche das (nicht erhaltene) Mark umgeben, x^2 schmale Zone sekundären Holzes, B Blattspuren, C äußere Rinde, P Basis eines Blattstieles. 2 Querschnitt der Rhachis. X V-förmiges Xylem, P das Phloem, welche das Xylem vollständig einhüllt. 3 Querschnitt einer jungen Wurzel (Kaloxylon Hookeri) vor Beginn des Dickenwachstums, nach Williamson. 4 Querschliff einer Wurzel mit entwickeltem Sekundärholz, nach Williamson und Scott.

Diese farnartigen Eigenschaften sind nun in den Blättern, deren Rhachis oft noch mit dem Stamme in Verbindung angetroffen werden, noch viel deutlicher.

Die Blattbündel, welche, wie wir sahen, sich in der Rinde gabeln, fusionieren mehr oder weniger wenn sie in den Petiolus eintreten, und erhalten eine konzentrische Struktur, welche sie während des ganzen Verlaufes in der Rhachis beibehalten, in den Fiedern werden sie aber wieder kollateral.

Die Verzweigung war eine axilläre; am Stamm werden Adventivwurzeln gefunden, welche in der Jugend große Aehnlichkeit mit jungen Wurzeln rezenter *Marattiaceen* haben, aber nach Eintritt des Dickenwachstums die Struktur von *Gymnospermen*-Wurzeln besitzen. Sie sind

früher als *Kaloxylon Hookeri* WILLIAMSON beschrieben worden. Was die Blätter betrifft, so steht fest, daß der Petiolus von *Lyginodendron* früher als *Rhachiopteris aspera* beschrieben worden ist, und WILLIAMSON vermutete schon 1874, daß der als *Rhachiopteris aspera* oder noch früher als *Edroxylon* beschriebene vermeintliche Farnpetiolus der Petiolus von *Sphenopteris Höninghausi* sei.

Die Lage war also folgende:

Man kannte einen Stamm von *Lyginodendron Oldhamium* und einen Petiolus, welche man als zum Farn *Rhachiopteris aspera* gehörig betrachtete. Später aber wurde diese *Rhachiopteris* in organischer Verbindung mit dem als *Lyginodendron Oldhamium* beschriebenen Stamm gefunden. Es mußte also der Name *Rhachiopteris aspera* aufgegeben

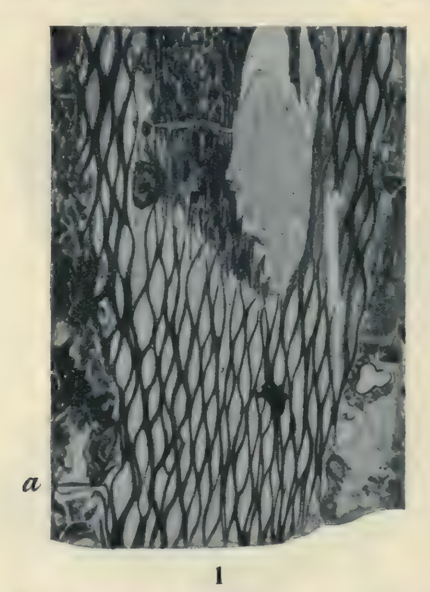




Fig. 503. Lyginodendron oldhamium, nach KIDSTON. 2 Abdruck der Stammoberfläche, bei a und an anderen Stellen sieht man die rautenförmige Skulptur, welche durch Sklerenchymbänder gebildet wird. Im Zentrum einiger Rauten sieht man die Narben der Dornen. Teile der äußeren sklerenchymatischen Rinde bei b sichtbar. 1 Tangentialschnitt durch die äußere Stammrinde, die netzförmige Anordnung des Sklerenchyms zeigend, bei a die punktförmigen Reste zweier Dornen.

werden, da sich herausgestellt hatte, daß dieses Fossil bloß der Petiolus von *Lyginodendron Oldhamium* war.

Nun vermutete WILLIAMSON, wie schon bemerkt, daß diese *Rhachiopteris aspera,* deren Zusammenhang mit *Lyginodendron Oldhamium* nun bewiesen war, distal in *Sphenopteris Höninghausi* überginge.

Demnach war der Blattstiel von *Lyginodendron* als *Rhachiopteris Höninghausi* beschrieben worden. Und tatsächlich hat meines Erachtens KIDSTON in seinem Artikel „On the Mikrosporangium of the Pteridospermeae“, Proc. Roy. Soc., Series B, Vol. 198, 1906, p. 413—455 den Beweis dafür gebracht.

Bevor wir dies näher besprechen, muß noch erwähnt werden, daß in der Außenrinde von *Lyginodendron* eigentümliche, netzförmige Sklerenchymstreifen vorkommen, welche hier (Fig. 503) abgebildet werden mögen.

Nach einem sorgfältigen Vergleiche kommt nun KIDSTON zu dem Resultate, daß alle vergleichbaren Merkmale bei *Sphenopteris Höninghausi* und *Lyginodendron Oldhamium* vollkommen identisch sind. Es sind:

1) Form und weitere Eigentümlichkeit der sterilen Fiedern.

2) Sowohl der als *Lyginodendron* wie der als *Sphenopteris Höninghausi* beschriebene Stamm besitzen netzförmige Sklerenchymstreifen.

3) Bei beiden Fossilien tragen die Stämme, die Petioli und die Fiedern dornartige Emergenzen.

4) Unter allen Pflanzen der „Lamarckian series", deren Struktur erhalten blieb, ist *Lyginodendron Oldhamium* die einzige bis jetzt bekannte, welche diese Eigenschaften besitzt, und ebenso ist von allen farnartigen Abdrücken derselben Schichten *Sphenopteris Höninghausi* die einzige, welche auch alle diese Eigenschaften teilt.



Fig. 504. Restauration von Lyginodendron Oldhamium, nach SCOTT. Den Stamm, die Adventivwurzeln und Blätter zeigend (= Sphenopteris Höninghausi, vergl. aber die Abbildung auf S. 708). Im oberen Teile der Figur sind fertile Blätter mit cupulaartigen Organen wie bei Calymmatotheca Stangeri STUR angegeben.

KIDSTON schließt denn auch meines Erachtens mit Recht: „The identity of *Lyginodendron Oldhamium* with *Sphenopteris Höninghausi* seems therefore to be proved beyond doubt."

Demgegenüber darf man wohl folgende Bemerkung HÖRICHS in POTONIÉS Abbildungen und Beschreibungen fossiler Pflanzen, Lief. IV, 1906, S. 35 als hyperkritisch bezeichnen: „Die Identität zwischen den nur in Schliffen bekannten, zu *Lyginopteris Oldhamia* (*Lyginodendron Oldhamium*) gehörigen Fiederchen und den nur aus Abdrücken bekannten Fiederchen der *Sphenopteris Höninghausi* mit absoluter Sicherheit festzustellen, ist aber bisher nicht möglich gewesen." Ich glaube also, daß wir ruhig sagen dürfen, daß *Lyginodendron Oldhamium* eine sich bisweilen verzweigende *Cycadofilix* von baumfarnartigem Habitus war,

welche unter dem Namen *Kaloxylon Hookeri* beschriebene Wurzeln und unter dem Namen *Sphenopteris Höninghausi* beschriebene Blätter trug.

Im Jahre 1902 meinte denn auch SCOTT eine Restauration der vegetativen Teile wagen zu dürfen.

Das nächste Jahr lieferte die ersten Indikationen der Fruktifikation.

Die Ehre dieser Entdeckung gebührt OLIVER. Um zu verstehen, wie es gelang, die Zugehörigkeit zu erörtern, muß man wissen, daß WILLIAMSON sowohl auf dem Stamme wie auf dem Petiolus von *Lyginodendron* capitate Drüsen nachgewiesen hatte, und daß aus denselben Schichten, in welchen *Lyginodendron* vorkommt, ein *Cycadeen*-artiger

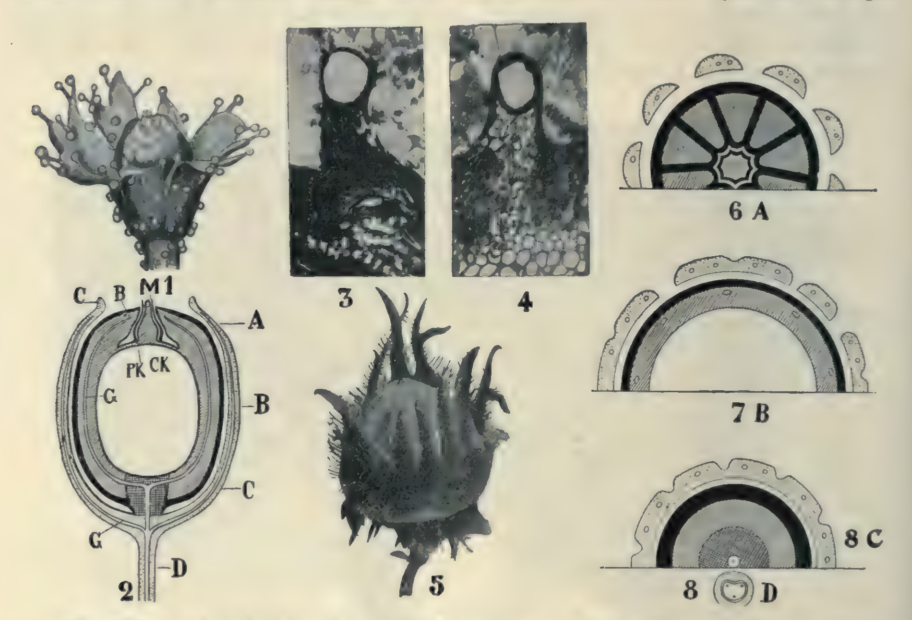


Fig. 505. 1 Lyginodendron Oldhamium, nach OLIVER und SCOTT. Restauration eines Samens mit drüsiger Cupula. 2 Schematischer medianer Längsschnitt des Samens in seiner Cupula. B Baldachin, C Cupula, Ck Zentralkegel der Pollenkammer, G Gefäßbündelstränge, Pk Pollenkammer, M Mündung derselben. Die harte Samenschale ist schwarz gezeichnet, das weiche Innengewebe schraffiert, das Chalazalkissen kariert; die Cupula und das Stielchen punktiert, während die Gefäßbündel weiß gelassen sind. A, B, C, D Ebenen der in Fig. 6—8 gezeichneten Querschnitte. 3 Gestielte Drüse der Cupula von Lagenostoma Lomaxi. 4 Gestielte Drüse des Petiolus von Lyginodendron Oldhamium. 5 Frucht von Corylus Colurna, Original nach einem im Botanischen Garten in Kew gesammelten Exemplar. 6 A, 7 B, 8 C, D Querschnitte des Samens in seiner Cupula durch die Ebenen A, B, C und D der Fig. 2 geführt. Die Cupula und das Stielchen punktiert, die harte Schale samt den Septen des Baldachins schwarz, das Chalazakissen kariert, das Füllungsgewebe schraffiert. Die Gefäßstränge sind weiß gelassen. Im Querschnitt durch das Stielchen (D) sieht man das konzentrische Bündel mit 3 Protoxylemgruppen.

Same unter dem Namen *Lagenostoma Lomaxi* WILLIAMSON bekannt war, welcher in einer Art von Cupula eingeschlossen ist.

OLIVER wies nun nach, daß die Cupula dieses *Cycadeen*-artigen Samens genau dieselben Drüsen besitzt wie *Lyginodendron,* und er zeigte weiter zusammen mit SCOTT, daß das Gefäßbündel des Samenstielchens von *Lagenostoma Lomaxi* und das der dünneren Blattstiele von *Lyginodendron* denselben Bau haben. Gleiches gilt von den Bündeln in der Cupula von *Lagenostoma* und in den Fiedern von *Lyginodendron*.

Die Schlußfolgerung der Zusammengehörigkeit von *Lagenostoma* und *Lyginodendron*, welche OLIVER und SCOTT zogen, ist denn auch allgemein akzeptiert worden, und selbst die Kritik von HÖRICH (l. c. p. 46) geht nicht weiter, als daß er einige Zweifel ausspricht, ob gerade *Lagenostoma Lomaxi* oder eine andere *Lagenostoma*-Art der Same von *Lyginodendron Oldhamium* ist.

Wir dürfen also wohl ruhig annehmen, daß *Lyginodendron* Cycadeenartige Samen trug, und ich stimme OLIVER und SCOTT bei, daß dies die als *Lagenostoma Lomaxi* beschriebenen Samen gewesen sind.

Besprechen wir also, ohne uns zu sehr in Details einzulassen, die Struktur dieser Samen.

Der Same von *Lyginodendron* hatte ellipsoide Form, war ungefähr $5\frac{1}{2}$ mm lang und $4\frac{1}{4}$ mm dick. Er war von einer Cupula umschlossen, die in der Jetztzeit noch fast genau von der Cupula von *Corylus Colurna* nachgeahmt wird.

Die Cupula trug köpfchenhaarige Drüsen, wie aus der schönen Rekonstruktion (Fig. 505, 1) ersichtlich. Zwischen der Basis des Samens und der Cupula befand sich eine Trennungsschicht, so daß die Samen leicht herausfielen. Der Same selbst ist orthotrop, vollkommen radiär symmetrisch und, allgemein gesprochen, von *Cycadeen*-artiger Organisation.

Er hatte ein einziges Integument, das, außer an der Spitze, dem Nucellus dicht angedrückt war; dieses Integument überwölbte aber den oberen Teil des Samens glockenartig. Die Wölbung hat eine eigentümliche Struktur und besteht aus 9 Kammern, welche vielleicht aus einer Verwachsung der 9 tentakelartigen Auswüchse entstanden sind (Fig. 505, 6 A). Solche tentakelartigen Zipfel der Integumentspitze trifft man bei *Lagenostoma physoides* und in der Jetztzeit noch bei *Gnetum Gnemon* an.

Die Kammern selber waren im Leben wohl mit einem parenchymatischen Gewebe, das bei der Fossilisierung verloren ging, ausgefüllt.

Aus dem Stiele tritt das Gefäßsystem in der Form eines einzigen mesarchen und konzentrischen Bündels in den Samen ein. Nachdem dieses das harte Chalaza-Kissen (in der Fig. 505 kariert) durchlaufen hat, spaltet es sich in 9 periphere Bündel, welche wenige Zellschichten unterhalb der Oberfläche des Integuments verlaufen und in je einer Kammer der Wölbung endigen. Auch tritt aus dem Bündel des Stieles ein Zweig in jeden der Lappen der Cupula ein.

Dieser eigentümliche Gefäßbündelverlauf zwingt sozusagen zu einem Vergleiche mit *Cycas*, und es geht aus den Untersuchungen von Miß STOPES hervor, daß wir einen *Cycadeen*-Samen erhalten würden, wenn wir uns vorstellten, daß die Cupula von *Lagenostoma* mit der Samenhaut verwüchse.

Schon GRIFFITH meinte, daß das sogenannte einzige Integument von *Cycas* eigentlich doppelt sei. Darüber sagt er: „Ich bin aber überzeugt, daß sowohl aus den Gewebeverschiedenheiten, die eine offenbare Trennungslinie andeuten, wie auch aus der Verteilung der Gefäße hervorgeht, daß diese Hülle aus zwei der ganzen Länge nach verbundenen Hüllen besteht."

Bei der Besprechung von *Cycas* kommen wir darauf zurück.

In bezug auf den Bau des Nucellus sei bemerkt, daß dieser an seiner Spitze, so wie bei den rezenten *Cycadeen*, eine sogenannte Pollenkammer, d. h. eine Höhlung besitzt, in welcher die Pollenkörner sich ansammeln; sogar bei diesen fossilen Samen sind darin noch Pollenkörner angetroffen worden.

Während diese Pollenkammer bei den rezenten *Cycadeen* eine einfache Vertiefung in dem Nucellus-Scheitel ist, ist hier die Nucellus-Spitze schnabelartig verlängert, und dessen Ende reicht bis in die Mikropyle, welche sich im Zentrum des Baldachins befindet. Diese schnabelartige Verlängerung ist nun nicht ganz ausgehöhlt, sondern es bleibt im Zentrum ein kegelförmiges Stück übrig, so daß die Pollenkammer selber einen ringförmigen tiefen Kanal in diesem Schnabel darstellt (vergl. Fig. 506, 3).

Im Innern des Nucellus sind die Reste des sehr großen Embryosackes bewahrt geblieben, in welchem sogar bisweilen noch Prothalliumüberbleibsel vorhanden sind; Embryonen gelangten aber nie zur Beobachtung, so daß *Lyginodendron* wohl so wie *Gnetum* seine Embryonen erst nach dem Abfallen der Samen bildete.

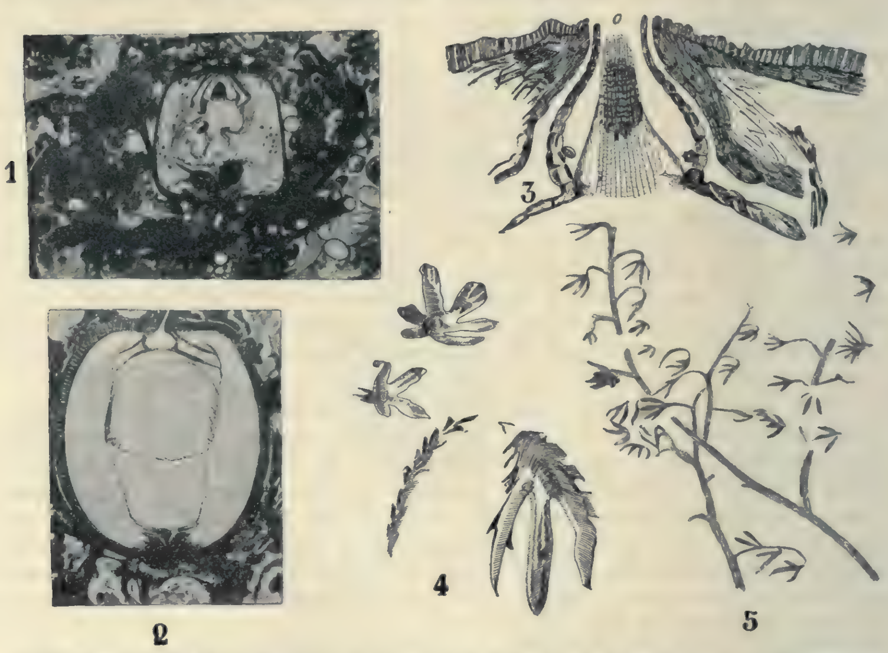


Fig. 506. Lyginodendron Oldhamium, nach OLIVER und SCOTT. 1 Längsschnitt eines kleinen Samens in der Cupula, welche ihn allseitig locker umschließt. Die Cupula trägt zahlreiche gestielte Drüsen. Mikropyle und Pollenkammer sind deutlich sichtbar. 2 Längsschnitt eines erwachsenen Samens, die Makrospore zeigend. 3 Längsschnitt der Spitze des Samens; in der Pollenkammer zwei Pollenkörner. 4, 5 Calymmatotheca Stangeri STUR. Die Dornen auf der Cupula sind vielleicht Reste der gestielten Drüsen der Cupula von Lagenostoma Lomaxi.

In bezug auf die Art und Weise, wie die Samen an der Pflanze befestigt waren, bleiben wir im ungewissen.

Es liegt Grund zu der Annahme vor, daß sie auf modifizierten Blättern saßen. Von STUR ist nämlich unter dem Namen *Calymmathotheca Stangeri* ein Sporophyll beschrieben worden, welches zu einer mit *Sphenopteris Höninghausi* (die Blätter von *Lyginodendron*) nahe verwandten *Sphenopteris* gehört und dessen Endorgane man früher für Sporangien hielt. Sie sind aber in Wirklichkeit, wie SCOTT durch Untersuchung der STURschen Originale nachweisen konnte, bloß leere Cupulae, welche an die von *Lyginodendron* erinnern, ja OLIVER geht sogar so weit,

anzunehmen, daß diese Organe ganz gut zu *L. Oldhamium* gehört haben können, falls es sich herausstellen sollte, daß die Stachelchen auf den Cupulae die Reste der Drüsenköpfchen der *Lyginodendron*-Cupula seien.

So wahrscheinlich dies nun auch sein möge, so läßt sich doch nicht leugnen, daß wir über die Anheftung der *Lyginodendron*-Samen noch nichts Sicheres wissen. Wir werden später sehen, was darüber bei anderen *Cycadofilices* feststeht.

Falls die oben gezogene Schlußfolgerung, daß *Lagenostoma* der Same von *Lyginodendron* sei, richtig sein sollte, so muß dieses Genus heterospor gewesen sein, und wir müssen also fragen, wie die Mikrosporophylle und deren Sporangien ausgesehen haben mögen.



Fig. 507. Crossotheca (Lyginodendron) Höninghausi BROGNT. spec. Blätter und Mikrosporophylle, nach KIDSTON. 1 Teil einer sterilen Fieder. 2 Fieder, sterile und fertile Fiederchen zeigend. 3 Die andere Hälfte desselben Knöllchens. 4 Mikrospore. 5 Fertile Fieder, nach SCOTT in Progressus. 6 Mikrosporangium, die zwei Loculi zeigend. 7 Mikrosporangiensorus. 8 Fieder mit fertilen und sterilen Fiederchen. 9, 10 Teile fertiler Fiedern.

Die Entdeckung derselben verdanken wir KIDSTON. Wir haben früher die Umstände erörtert, welche KIDSTON dazu führten, *Sphenopteris Höninghausi* als die Blätter von *Lyginodendron Oldhamium* zu betrachten.

Von dieser *Sphenopteris Höninghausi* hat nun KIDSTON fruktifizierende Fiedern mit Mikrosporangien gefunden, welche also schwerlich etwas anderes als die Mikrosporophylle von *Lyginodendron* sein können, und es zeigt sich, daß diese noch sehr farnähnlich waren, sie heißen *Crossotheca*.

Wenn auch keine Struktur deutlich war, so konnten doch noch die Mikrosporen in den Sporangien sicher nachgewiesen werden. Diese Sporangien waren zweifächerig und also rudimentäre Synangien, es ist also gar nicht unmöglich, daß die von Miß BENSON als *Telangium Scotti* beschriebenen Synangien ebenfalls zu *Crossotheca* gehören und also viel-

leicht doch, wie die Autorin meinte, in das Genus *Lyginodendron*, wenn auch als eine andere Art, oder vielleicht in ein nahe verwandtes Genus eingereiht werden müssen.

Es würde sicher interessant sein, wenn man mit Sicherheit nachweisen könnte, daß die ♂ Fruktifikationen von *Lyginodendron* synangial gewesen seien, da dies die Hypothese Miß Bensons, nach der der Same von *Lyginodendron* durch Verschmelzung einer Sporangiengruppe, also synangial entstanden sei, unterstützen würde.

Nach Miß Bensons Meinung wäre von dieser Sporangiumgruppe bloß das zentral gestellte Sporangium fertil geblieben, und die äußeren wären steril geworden (etwa wie bei *Botryopteris forensis* nach Renault), wofür die Kammerung des Integumentes an der Spitze sprechen würde.

In ihrem Artikel über *Telangium Scotti* in den Annals of Botany, 1904 resümiert sie ihre Gründe, die sie zur Annahme der Entstehung des Integumentes aus steril gewordenen Sporangien führten, wie folgt:

a) Das Integument der primitiven Samen ist oft gekammert.

b) Jede Kammer besteht im Zentrum aus großen dünnwandigen Zellen, während die peripheren Schichten viel fester sind.

c) Die peripheren Lagen bestehen aus denselben charakteristischen Schichten, welche die Wand vieler Synangien aufweist.

d) Die Form der Basis und der Spitze einer jeden Kammer ähnelt der der Loculi eines Synangiums oft sehr.

e) In gewissen Fällen sind die Kammern an ihrer Spitze frei und bilden um die Mikropyle herum die sogenannten Tentaculae.

f) Die Kammern sind etwa ebenso groß wie der Nucellus.

g) Sie variieren in der Zahl in derselben Weise wie die Teile vieler paläozoischen Synangia.

h) Das Integument vieler Samen springt wie ein Synangium septizid auf.

i) Das Integument ist meistens ebenso mit dem Nucellus verwachsen wie die Teile eines Synangiums unter sich.

Wählen wir zur Illustration von Miß Bensons Auffassung ein Beispiel aus der rezenten Flora, so können wir dazu am besten eine *Gleichenia* nehmen, mit einem Sorus, in welchem ein Sporangium zentral steht und die anderen um dieses herum einen Ring bilden wie die von *Gleichenia dichotoma*, also etwa so: . Stellen wir uns nun vor, daß dies Makrosporangien wären, von denen nur das zentrale sich entwickelte, während die peripher gelagerten unter sich verwuchsen, steril wurden und um das zentrale emporwuchsen, so wäre das zentrale der Nucellus von *Lyginodendron*, die peripheren würden zusammen das Integument gebildet haben.

Verlassen wir aber das Gebiet der Hypothesen und betrachten wir die Sache sehr nüchtern, so müssen wir sagen, daß es in hohem Grade wahrscheinlich ist, daß *Lagenostoma Lomaxi* die Makrosporangien-, *Crossotheca* die Mikrosporangienfruktifikation von *Lyginodendron Oldhamium* ist, daß aber absolute Sicherheit noch fehlt. Sogar die Uebereinstimmung in der Struktur der Drüsen der Cupula von *Lagenostoma* und der Blätter von *Lyginodendron* ist nicht absolut beweisend.

Um einen Fall aus der rezenten Flora zu nennen, in welchem Täuschung möglich wäre, könnte man sagen, daß das Vorkommen von Mandeln unter Kirschbäumen nicht beweist, daß diese Mandeln auf den Kirschbäumen gewachsen sind. Sogar der Umstand, daß eine Mandel mit einem Zweigstücke in Verbindung gefunden würde, das ein Blatt

mit zwei Drüsen an der Basis trägt, in Verbindung mit der Tatsache, daß der Kirschbaum an seinen Blattbasen ebenfalls 2 Drüsen hat, beweist noch nicht, daß der Kirschbaum Mandeln produziert hat. Das ist aber vielleicht auch Hyperkritik, und wenn man mich nach meiner Ansicht fragt, so glaube ich, daß OLIVER und SCOTT recht haben.

Sehen wir jetzt, welche sonstigen Reste zu den *Cycadofilices* gebracht werden.

Dann haben wir zunächst die Gattung

Medullosa (vergl. Fig. 509—513).

Unter diesem Namen sind Struktur zeigende Stammreste ziemlich komplizierten Baues bekannt.

Die am einfachsten gebaute Art ist *Medullosa anglica*. Alle *Medullosen* unterscheiden sich von *Lyginodendron* dadurch, daß sie nicht eine, sondern mehrere Stelen besitzen, also meristel (polystel) sind, wobei jede Teilstele eigenes Dickenwachstum hat.

Was nun die Blätter, welche zu diesen Stämmen gehören, betrifft, so konnten WEBER und STERZEL 1896 nachweisen, daß die Petioli, welche in Verbindung mit diesen Stämmen angetroffen werden, früher unter dem Namen *Myeloxylon* beschrieben worden sind, während RENAULT schon 1883 nachgewiesen hatte, daß die *Myeloxyla* die Blattstiele von *Neuropteris*- und *Alethopteris*-Arten waren.

Daraus folgt also, daß diese *Neuropterideen* nicht, wie man gemeint hat, *Marattiaceen*-Blätter sind, sondern Blätter von *Medullosa*.

Jede der 3 Stelen des *Medullosa anglica*-Stammes entsendet eine Anzahl von Bündeln in den Blattstiel, welcher damit denn auch reichlich versehen ist.

In dem Augenblick, wo sie sich von der Außenseite der Stammstelen abzweigen, sind diese Blattbündel konzentrisch; sie spalten sich aber alsbald in eine Anzahl kollateraler Bündel, welche das Protoxylem an der Außenseite haben. Eine große Anzahl dieser kollateralen Bündel tritt in die Blattstiele ein, wodurch diese eine stark *Cycadeen*-artige Struktur erhalten, ja der einzige wichtige Unterschied zwischen dem Blattstiel einer *Medullosa* und dem einer rezenten *Cycadee* ist der, daß bei ersteren das Xylem zentripetal ist, während die rezenten *Cycadeen* mesarche Bündel besitzen.

Auch die Wurzeln, welche zwischen den Blattbasen aus dem Stamme entspringen, zeigen große Uebereinstimmung mit denen der *Cycadeen*; sie sind triarch.

Medullosa war also in ihrer Stammanatomie mehr farnähnlich, in ihrer Petiolusstruktur mehr *Cycadeen*-artig. Aber auch in ihrer Stammstruktur war sie — das Dickenwachstum ihrer Stelen zeigt es — schon über die Farnstufe erhaben.

In bezug auf das Blatt von *Medullosa anglica* sei bemerkt, daß dieses, wie sowohl die Struktur des Petiolus als auch die der Fiedern ausweist, bis vor kurzem als *Alethopteris* beschrieben worden ist und zwar vermutlich als *Alethopteris lonchitica*, ein in denselben Schichten sehr häufiges Blatt, während der als *Trigonocarpon olivaeforme* beschriebene Same vermutlich der Same von *Medullosa anglica* [1]) gewesen ist.

---

1) SCOTT und MASLEN weisen in ihrem Aufsatze The Structure of the Palaeozoic seeds Trigonocarpon Parkinsoni and Tr. Oliveri, Ann. of Botany, 1907, **21**, p. 83—134, nach, daß Stephanospermum BROGN. zu Trigonocarpon gehört.

Eine nicht illustrierte Beschreibung dieses Samens haben Scott und Maslen 1906 in den Annals of Botany, p. 109 gegeben.

Dieser, in den Kalkknollen der Lower Coalmeasures in England nicht seltene Same war eiförmig und ziemlich groß, der eigentliche Same nämlich 16—20 mm. Auf dem Querschnitt war er so ziemlich rund und radiär symmetrisch, gehört also zu den *Radiospermeen* von Oliver. Die mikropyläre Zone war besonders lang, nämlich wenigstens ebenso lang wie der eigentliche Same, so daß ein erwachsener vollständiger Same 4—5 cm lang war (vergl. Scott, Mem. and Proc., Manchester Literary and Philosoph. Soc., Vol. XLIX, 1905, Pl. III, fig. 4).

Der Same enthält eine zweischichtige sehr dicke Testa, von der die innere Schicht, die Endotesta oder Sklerotesta, aus mehrschichtigem sklerotischem Gewebe besteht und an der Außenseite 3 scharfe Rippen trägt. An ihrer Innenseite hat sie entsprechende Gruben, während zwischen je zwei Hauptrippen 2 oder meistens sogar 3 weniger hohe Rippen verliefen. In gewissen Fällen sind nur die 3 Hauptrippen deutlich, zwischen diesen Rippen ist die Sklerotesta etwa 1—1¹/₄ mm dick.

An die Außenseite der Sklerotesta schließt sich unmittelbar das zarte Gewebe der Sarkotesta an. Diese besteht einwärts aus dünnwandigem Parenchym, dann folgt ein selten erhalten gebliebenes, lakunäres Gewebe, dann ein aus palisadenartigen Zellen bestehendes Hypoderma und schließlich die Epidermis; die ganze Sarkotesta war sicher mehr als 2 mm dick.

Die sehr lange mikropyläre Röhre, welche unten dreieckig ist, wird von dickwandigem Gewebe, der direkten Fortsetzung der Sklerotesta, gebildet; außerhalb derselben befindet sich eine flügelartige Fortsetzung der Sarkotesta.

Das Gefäßbündelsystem des Samens war doppelt, das äußere verlief in der Sarkotesta, und die Bündel lagen den kleineren Rippen der Sklerotesta gegenüber; sie verliefen in der inneren parenchymatischen Zone der Sarkotesta. Sie besaßen Xylem und Phloem und waren, nach den best erhaltenen Exemplaren zu urteilen, mesarch.

Das innere Bündelsystem verläuft im zusammengezogenen Gewebe, welches zwischen der Sklerotesta und der Makrosporenwand verläuft. Scott und Maslen halten dieses Gewebe für den Nucellus, der hier von der Chalaza an vom Integument frei war. Dieser Nucellus war auswärts von einer Epidermis begrenzt. Diese epidermale Schicht kann von der Chalaza an verfolgt und nicht, wie bei *Cycas*, nur an der Spitze des Nucellus gesehen werden. Die innerhalb dieser Schicht verlaufenden Gefäßbündel gehören also dem Nucellus an und nicht, wie Miß Stopes bei *Cycas* beschreibt, dem Integumente.

Dieses nucelläre Bündelsystem ist aber unvollständig, ihm fehlt das Phloem, es besteht nur aus Tracheiden, welche im unteren Teile eine so gut wie vollständige Scheide und weiter nach oben hin flache Stränge bilden, welche seitlich anastomosieren. Sie laufen bis an die Spitze des Nucellus, ja Spuren von Tracheiden sind sogar im Schnabel der Pollenkammer gefunden worden.

Die feinere Struktur der Tracheidenwand, speziell die der den Sarkotestabündeln angehörigen, stimmt vollständig mit der der primären Tracheiden von *Medullosa* überein.

Die Pollenkammer selber bildete eine weite Cupula, welche an der Basis 2,5—3 mm Durchschnitt hatte. Oberwärts verengte sie sich zu einer engen Röhre von nicht über 300 μ Weite. Die Pollenkammer von

Trigonocarpon gleicht also auffallend der von *Cordaites* und erinnert auch an die von *Cycas.*

Da nun *Trigonocarpon* stets mit den Petiolis von *Medullosa* zusammen in den Kalkknollen angetroffen wird und Abdrücke von *Trigonocarpon* sehr häufig mit den von *Alethopteris lonchitica* zusammen gefunden werden und weil ferner die Tracheidenstruktur vollkommen mit der von *Medullosa* übereinstimmt, meint SCOTT annehmen zu dürfen, daß *Trigonocarpon* die Frucht von *Medullosa* war, wenn er auch zugibt, daß die Sache, so lange die Kontinuität nicht nachgewiesen ist, problematisch bleibt. Wie wir sehen, fehlt auch hier der direkte Beweis, daß diese Samen in der Tat zu *Medullosa* gehören.

Wir haben früher gesehen, daß sowohl die Blattstiele von *Neuropteris* wie die von *Alethopteris* eine *Myeloxylon*-Struktur haben, und da nun vermutlich das *Alethopteris* angehörige *Myeloxylon* in Verbindung mit *Medullosa anglica* gefunden ist, meint man, daß *Neuropteris*-Blätter anderen *Medullosa*-Arten angehört haben. Sicherheit gibt es aber auch hier nicht.

Nun kennt man *Medullosen* mit komplizierterer Stammstruktur, als die von *Medullosa anglica*, welche zumal durch eine Differenzierung in ein zentral und in ein peripher gelegenes System von Stelen differenziert sind, von denen letztere bisweilen einen ununterbrochenen Ring bilden.

Da das sekundäre Wachstum dieser peripheren Stelen bei gewissen Arten an der Außenseite viel stärker war als an der Innenseite, so entstand eine Struktur, welche eine gewisse Uebereinstimmung mit der einer *Cycadee* mit markständigen Gefäßbündeln hat. Aus diesem und aus anderen anatomischen Gründen meinte WORSDELL (Ann. of Bot., Vol. XX, April 1906) die *Cycadeen* direkt von den *Medullosen* ableiten zu dürfen, eine Auffassung, welche SCOTT aber nicht zu teilen vermag, da er nicht glaubt, daß der Stamm der *Cycadeen* als eine meristele (polystele) aufgefaßt werden darf. Möglicherweise trugen nun diese komplizierten *Medullosen Neuropteris*-Laub.

Was nun die Fruktifikation von *Neuropteris* betrifft, so hat KIDSTON Samenabdrücke gefunden, welche er zu *Rhabdocarpus* bringt, und welche Stielchen aufsaßen, die in allen gefundenen Fällen kleine Fiedern trugen. Letztere waren weder in der Form noch in der Nervatur von denen von *Neuropteris heterophylla* verschieden. Genau solche Fiedern wurden nun von KIDSTON in Verbindung mit schlanken dichotom gegabelten Zweiglein gefunden, welche an ihren Spitzen einen unvollkommen erhaltenen Körper trugen, der anscheinend mittels 4 Klappen aufsprang. Diese Organe hält KIDSTON für die Mikrosporangien von *Neuropteris heterophylla* und also für die einer *Medullosa*-Art.

Wir sahen aber schon, daß es nicht absolut sicher ist, daß *Neuropteris* zu *Medullosa* gehört, so daß wir auch hier ein definitives Urteil aufschieben müssen. Auch über die Struktur von diesem „*Rhabdocarpus*"-Samen haben wir noch keine Sicherheit, er kann sowohl zu BROGNIARTS Genus *Rhabdocarpus* als zu seinem Genus *Pachytesta* gehören, nach KIDSTON vermutlich zu letzterem. Aber sogar wenn dies der Fall wäre, so wäre das nicht schlimm, da beide Samen, wie untenstehende Figuren (S. 726) von *Pachytesta gigantea* zeigen, Cycadeen-artige Struktur haben. Schlimmer ist es, daß die Samennatur dieser Gebilde meiner Anschauung nach nicht über jeden Zweifel erhaben ist, Adventivknospen, wie solche bei vielen rezenten Farnen vorkommen, würden einen ähnlichen Abdruck liefern können.

Wir haben nun die am besten bekannten *Cycadofilices* besprochen und wollen nicht unterlassen, wenn ich persönlich auch glaube, daß

Oliver, Scott und Kidston wahrscheinlich die Sachen richtig interpretiert haben, darauf hinzuweisen, daß absolute Sicherheit über keine einzige *Cycadofilicinee* besteht.

So wissen wir z. B. noch gar nicht, ob die Samen von *Lyginodendron* — gesetzt, es habe *Lagenostoma* diesen entsprochen — oder die von *Medullosa* — gesetzt, es seien diese *Trigonocarpen* und *Rhabdocarpen* gewesen — an Blättern gesessen haben, welche von den sterilen nicht formverschieden waren, oder an modifizierten wie die von *Cycas*.

Letzteres scheint bei der Größe der Samen am wahrscheinlichsten und würde auch erklären, weshalb die *Cycadofilices* fast ausnahmslos steril gefunden werden; das gilt auch für die *Cycadeen* mit Ausnahme derjenigen Arten, welche ihre jungen Sporophyllstände im Schuppenpanzer der Stämme verborgen halten.

Gute Abdrücke von Samen in Verbindung mit den Tragblättern, und letztere in Verbindung mit dem Stamme bleiben vorläufig noch pia vota.

Von den *Cycadofilices* sind nun noch andere, weniger vollständig bekannte Reste bekannt, welche jedoch wohl die Kenntnisnahme verdienen.

Fangen wir mit einem Stammreste sehr einfacher Struktur, mit

Heterangium

an. Dieses Genus unterscheidet sich von *Lyginodendron* durch den Besitz einer Haplostele, d. h. einer zentral gelegenen Stele ohne Mark. Da *Lyginodendron* aber ein Mark besitzt, steht *Heterangium* auf einer niedrigeren Entwickelungsstufe.

Während *Sphenopteris Höninghausi* als das Laub von *Lyginodendron* betrachtet werden muß, muß *Sphenopteris elegans* als das von *Heterangium* angesehen werden. Die Gründe, welche Scott zu dieser Auffassung führten, sind fast mit seinen eigenen Worten folgende:

Heterangium Grievii besaß, wie wir durch das Studium strukturhaltigen Materiales wissen, lange kantige Stämme von 1—1½ cm Querschnitt, welche in Entfernungen von 2 oder mehreren Zentimetern große gestielte Blätter mit kleinen Fiedern und wiederholt verzweigter Rhachis trugen. Die Blätter waren spiralig mit einer Divergenz $^3/_8$ auf dem Stamme inseriert. *Sphenopteris elegans* Brogn., als Abdruck allgemein in denselben Schichten vorkommend, stimmt nun in jeder Hinsicht, auch in der Divergenz $^3/_8$, mit *Heterangium* überein. Nicht nur äußerlich, sondern auch in einem anatomischen Punkte stimmen beide überein, und zwar in einem so wichtigen, daß dies wohl für ihre Identität beweisend ist.

Heterangium Grievii hat nämlich sowohl in der Rinde des Stammes wie in der des Petiolus zahlreiche horizontale Platten von Steinzellen, welche diesen Fossilien eine charakteristische transversale Streifung verleihen, wenn diese Teile bloßgelegt werden. Trotzdem von *Sphenopteris elegans* nur karbonisierte und nicht versteinerte Specimina bekannt sind, konnte Kidston nachweisen, daß diese bei Bloßlegung der betreffenden Teile genau dieselbe Streifung zeigen.

Von der Fruktifikation von *Heterangium* wissen wir noch nichts[1]), die Gründe, weshalb man es zu den *Cycadofilices* bringt, sind:

---

1) Seitdem hat Miß Benson folgenden Aufsatz publiziert: Sphaerostoma ovale n. gen. and Crossotheca Grievii n. spec.; an account of the structure and relations of the reproductive organs of Heterangium Grievii (Royal Society, March 25, 1909). Darüber sagt der Referent in Nature vom 22. April 1909: „Sphaerostoma ovale (Conostoma ovale et intermedium Williamson) is the earliest Palaeozoic ovule so far known structurally. It is

1) Die Aehnlichkeit des Laubes mit dem von *Lyginodendron.*
2) Der Umstand, daß der Stamm in die Dicke wuchs.

Wir haben also gesehen, daß die *Cycadofilices* zwei Arten von Laub trugen, *Lyginodendron* und *Heterangium Sphenopteris*-Laub, *Medullosa Neuropteris*- und *Alethopteris*-Laub, wir können nun, da *Neuropteris* den *Neuropterideen* und *Alethopteris* den *Pecopterideen* angehört, die *Cycadofilices* zerlegen in

a) *Sphenopteridophylla,*
b) *Neuropteridophylla,*
c) *Pecopteridophylla.*

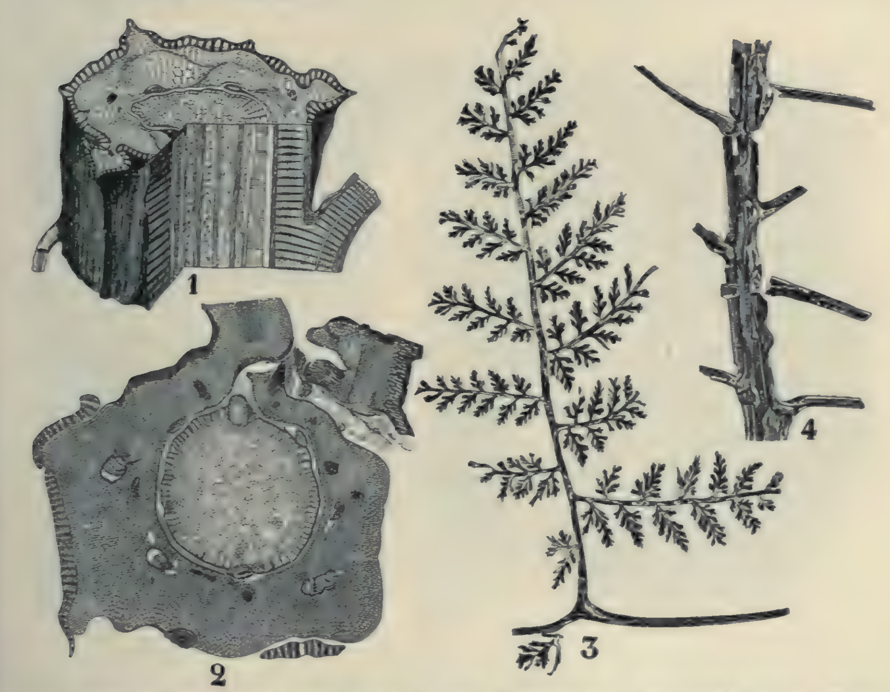


Fig. 508. Heterangium Grievii, nach WILLIAMSON, SCOTT und STUR. 1 Restauration eines Teiles des Stammes, die solide Haplostele zeigend. 2 Querschnitt eines Stammes. 4 Sphenopteris elegans (wahrscheinlich = Heterangium Grievii. Gerippter Stamm mit mehreren Blattstielen. Man beachte die Querstriche auf der Oberfläche an den Stellen, wo die innere Rinde bloßgelegt ist; diese korrespondieren mit den sklerotischen Bändern von H. Grievii, wie sie z. B. Fig. 1 zeigt. 3 Laub von Sphenopteris elegans; man beachte die Querstriche auf der Rhachis, wie bei Fig. 3.

Zu den

Sphenopteridophylla,

welche wir zunächst betrachten wollen, gehören also *Heterangium* und *Lyginodendron.* Sehen wir, ob wir noch andere Repräsentanten dieser Gruppe kennen.

---

a small ovule 3,5 mm in length, and shows the same general type of organisation as the ‚Lagenostoma‘ series of ovules. The pollen-chamber however, does not engage with the micropyle, but opens and closes with a very perfect mechanism, somewhat reminiscent of the peristoma and epiphragm of Polytrichum. The paper also deals with the relation of this ovule to Heterangium Grievii, and with a new Crossotheca which is attributed to the same plant.“

In erster Linie kommen hier natürlich Samen in Betracht, welche ähnliche Struktur wie *Lagenostoma* aufweisen und unter demselben Genusnamen beschrieben worden sind.

Es sind diese *Lagenostoma ovoides* WILLIAMSON in On the organization etc., Part VIII, Phil. Transact., Vol. 167, 1877, p. 234, Plate 59, fig. 53—59; Pl. 60, fig. 60—70 and 74—75; Pl. 61 (fig. 70, 72, 73); *Lagenostoma physoides* WILLIAMSON, ibid. p. 241, Pl. 61, fig. 77, 78; Pl. 62, fig. 79 und in BUTTERWORTH, Some further investigation of fossil seeds of the Genus Lagenostoma, Mem. and Proc. of the Manchester Lit. and Phil. Soc., Vol. 41, Pl. 3; Mem. IX, Pl. 8, 1897 und *Lagenostoma*

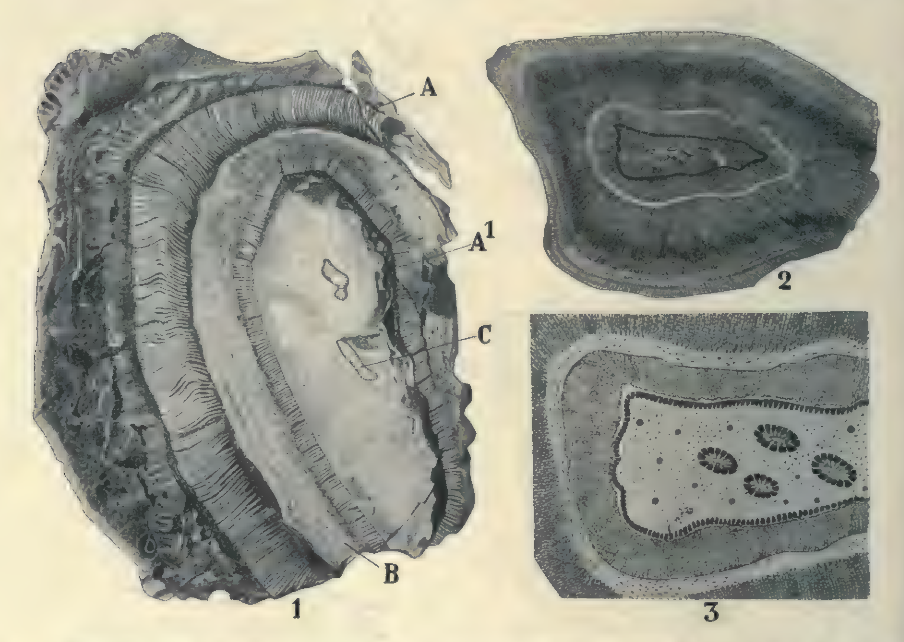


Fig. 509. Neuropteromedullosa stellata (COTTA) LOTSY (Medullosa stellata COTTA). 1 Querschnitt des Stammes nach RENAULT. A Peripherer Holzzylinder mit zentrifugalem Wachstum, A[1] idem mit zentripetalem Wachstum, C Holzzylinder von kleinem Durchmesser, das Mark durchlaufend, zwischen dem inneren und dem äußeren Holzzylinder zahlreiche Gefäßbündel und Schleimkanäle (B). 2 Querschnitt eines anderen Stückes, mehrere markständige Bündel, sowie die zwei Holzzylinder zeigend. 3 Ein Teil des vorigen Stückes stärker vergrößert, um die markständigen Bündel zu zeigen.

Kidstoni sowie *Lagenostoma Sinclairi* in ARBER, On some new species of Lagenostoma, a type of Pteridospermous seed from the Coal Measures. In keinem einzigen dieser Fälle wissen wir, zu welchem Stamme sie gehörten, aber es ist wohl zweifellos, daß wir hier mit *Lyginodendroiden*-Samen zu tun haben.

Nach ARBER gehört ebenfalls in diese Nähe das als *Carpolithus Nathorsti* beschriebene Fossil, worüber ARBER, On a New Pteridosperm possessing the Sphenopteris type of Foliage nachzuschlagen ist, welches aber, ebenso wie *L. Kidstoni* und *L. Sinclairi*, nur noch in Abdrücken bekannt ist. Seitdem hat aber NATHORST nachgewiesen, mittels seiner

Kollodiummethode, daß *Carpolithus Nathorsti* kein Same, sondern ein Sorus von Mikrosporangien ist.

Hierher gehören auch wohl vermutlich die Samen von *Aneimites*, wenn auch *Aneimites* meistens als eine *Archaeopteridee* betrachtet wird, eine Gruppe, welche aber andere nur als Untergruppe der *Sphenopterideae* aufgefaßt sehen wollen. Auch von diesen kennt man noch nicht die zugehörigen Stämme, und die Samen sind nur noch in Abdrücken bekannt. Man vergleiche darüber: D. WHITE, The seeds of Aneimites in Smithsonian Miscellaneous collections, Vol. XVII, No. 1550, Dec. 10, 1904, Pl. 47—48.

Was nun die *Neuropteridophylla* und *Pecopteridophylla* betrifft, so haben wir gesehen, daß Stämme einfacher *Medullosa*-Struktur, wie z. B.

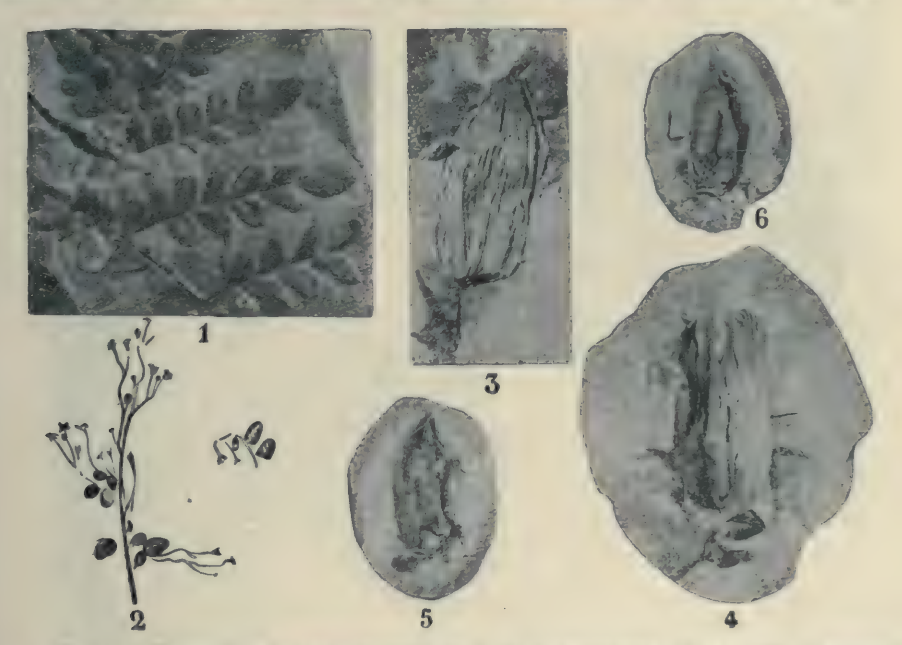


Fig. 510. Vermutliche Fruktifikationen von Neuropteromedullosa, nach KIDSTON. 1—6 Neuropteris heterophylla. 1 Teil eines sterilen Frons. 2 Mikrosporophylle. 3—6 Makrosporophylle resp. Makrosporangien.

Medullosa anglica, *Alethopteris*-Laub, also *Pecopterideen*-Laub trugen, Stämme komplizierterer Struktur, die aber ebenfalls zum Genus *Medullosa* gerechnet wurden, *Neuropteris*-Laub. Ich halte es deswegen für besser, das Genus *Medullosa* zu zerlegen in zwei Genera, in *Neuropteromedullosa* und in *Pecopteromedullosa*.

Wir haben von der Gruppe der

Neuropteridophylla

das Genus *Neuropteromedullosa* kennen gelernt, welches *Neuropteris*-Laub und *Pachytesta*[1])-Samen besaß, nach der jetzigen Auffassung.

1) Dieses Genus Pachytesta ist aber auch noch wohl ein Sammelsurium, denn nach GRAND'EURY gehören gewisse Pachytesta-Arten zu Alethopteris.

Gibt es nun noch andere Organismen, welche hierher gebracht werden können? Wir müssen zunächst betonen, daß wir über die Struktur der Stämme, welche Blätter von *Neuropteriden*-Art trugen, außer bei *Neuropteromedullosa,* nichts wissen. Wohl aber wissen wir durch die Untersuchungen von GRAND'EURY (C. R. 1904, **139**, pp. 23—27, 782—786), daß die *Neuropterideen,* wenigstens größtenteils, wahrscheinlich Samen getragen haben und also wohl meistens zu den *Cycadofilices* gehören. Einige dieser Samen waren geflügelt, meistens mit 6 Flügeln an jedem Samen, andere nicht.

GRAND'EURY war schon imstande, 4 Arten von *Neuropterocarpus* und 4 von *Hexagonocarpus* als die wahrscheinlichen Samen von *Neuropteris*

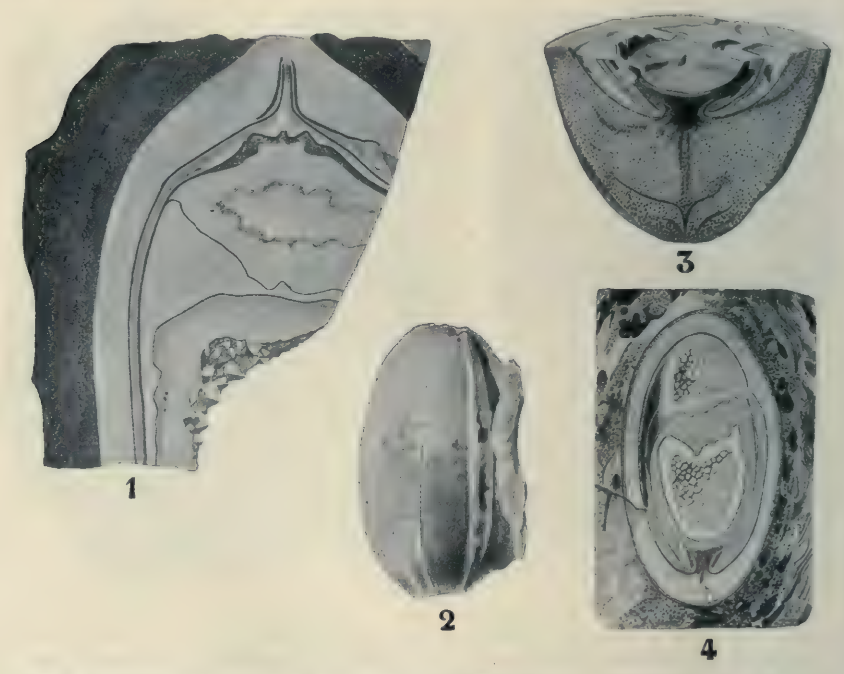


Fig. 511. Pachytesta gigantea, nach BROGNIART. Vielleicht der Samen von Neuropteromedullosa. Schliffe und Außenansicht.

zu bestimmen, und es ist wohl sicher, daß noch mehr *Neuropteris*-Arten mit Samen gefunden werden, während GRAND'EURY auch schon meint sagen zu können, daß ein anderes *Neuropterideen*-Genus, nämlich *Linopteris,* Samen trug.

Von der Gruppe der

Pecopteridophylla

sahen wir schon, daß nach den jetzigen Auffassungen *Pecopteromedullosa anglica* als Blätter *Alethopteris lonchitica* und als Samen *Trigonocarpon* hatte.

Von anderen *Pecopteriden* wies GRAND'EURY in oben angeführten Aufsätzen nach, daß *Odontopteris* kleine, fein geflügelte Samen hatte,

und daß der als *Tripterospermum rostratum* Br. bekannte Same zu *Callipteridium* gehört, während *Pecopteris Pluckenetii* Grand'Eury (C. R. **140**, p. 920—923, 2 fig.) *Carpolithus granulatus* Gr. als Samen trug. Vermutlich gehören diese also alle hierher.

Außer den genannten Samen, welche mit geringerer oder größerer Wahrscheinlichkeit mit vegetativen Teilen von *Cycadofilices* in Beziehung gebracht werden können, kennen wir noch eine Anzahl vermutlicher *Cycadofilices*-Samen, über deren zugehörige vegetative Teile wir rein gar nichts wissen.

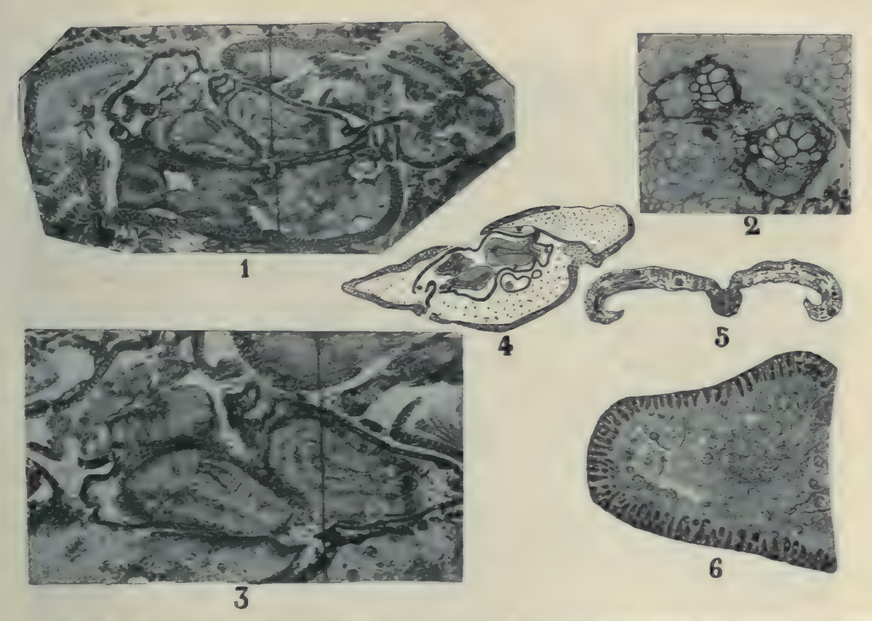


Fig. 512. Pecopteromedullosa anglica. 1 Querschnitt des Stammes mit 3 Blattbasen (Myeloxylon), nach Scott. 3 Die drei Stelen und umgebendes Gewebe der vorigen Figur stärker vergrößert, nach Scott. 2 Zwei kollaterale Blattbündel im Querschnitt, nach Scott. 4 Querschnitt des Stammes, drei große Blattbasen zeigend, nach Scott. 5 Querschnitt eines Blättchens. 6 Querschnitt des Petiolus, die vielen Gefäßbündel zeigend, nach Scott.

Von diesen ist *Stephanospermum*, von Oliver untersucht, interessant wegen der schön erhalten gebliebenen Pollenkörner in der Pollenkammer, und *Physostoma* ist bemerkenswert wegen der tentakelähnlichen Integumentfortsätze um die Mikropyle herum.

In bezug auf die Anatomie der *Cycadofilices* haben wir gesehen, daß das siphonostele *Lyginodendron* sich am meisten den *Cycadeen* näherte, während die meristele *Neuropteromedullosa* die komplizierteste *Medullosee* ist.

Das siphonostele *Lyginodendron* läßt sich am besten von dem haplostelen *Heterangium* ableiten, während die meristelen *Medulloseae* wohl am besten von dem von Scott entdeckten Genus *Sutcliffia* abgeleitet werden können (Scott, A new type of Stem from the Coal Measures, Bot. Centralbl., **101**, 1906, S. 591).

Diese *Sutcliffia insignis* aus den Lower Coal Measures von Lancashire hatte eine große zentrale Haplostele, deren zentripetales Holz aus getüpfelten Tracheiden, von Parenchymsträngen unterbrochen, bestand.

Von dieser Hauptstele spalteten sich aber große Gefäßstränge, subsidiäre Stelen ab. Diese gabelten sich, fusionierten miteinander und bildeten schließlich die Blattbündel, von denen eine große Zahl in die als *Rhachopteris Williamsoni* bekannten Blattstiele eintritt.

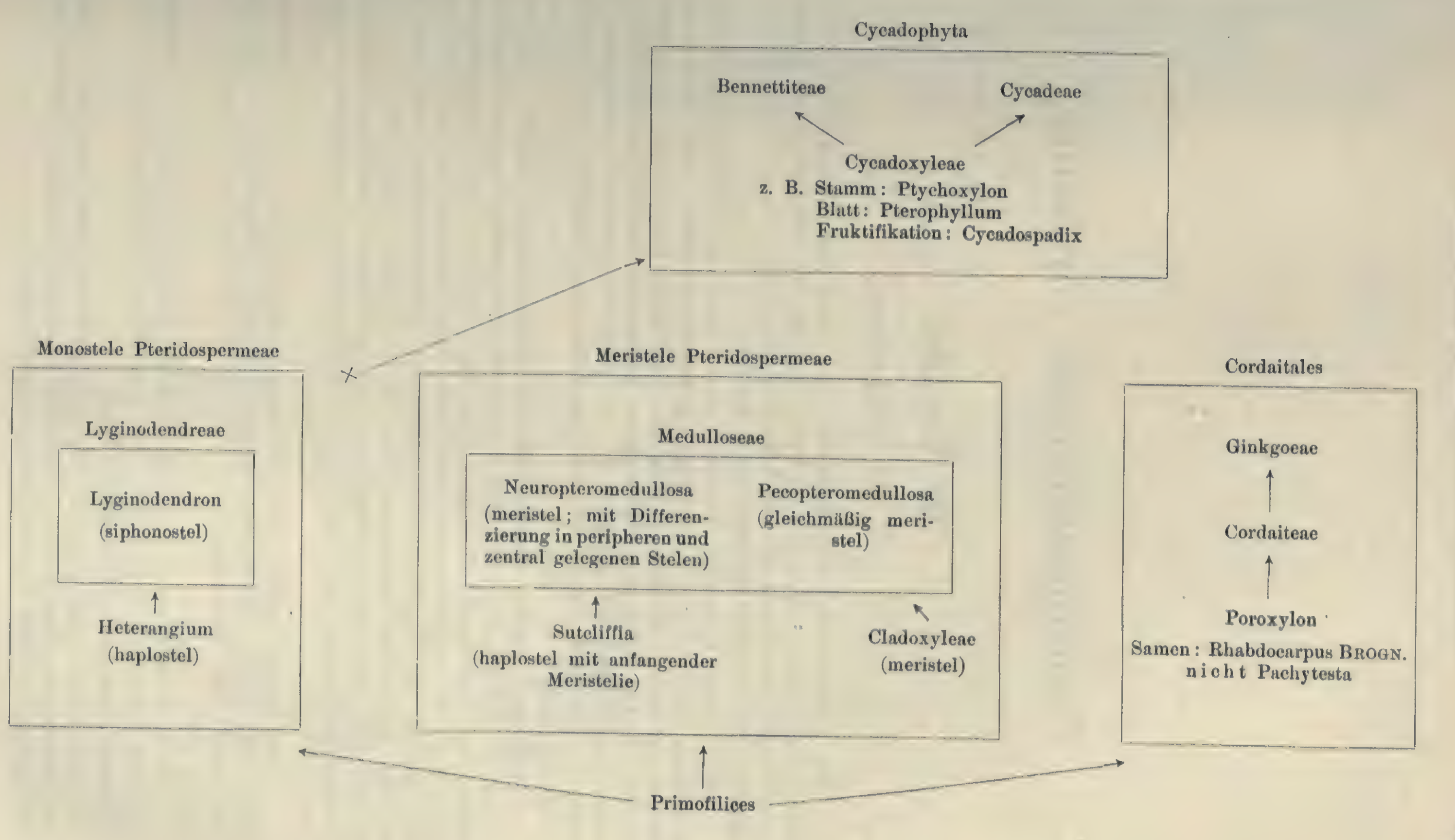
Von einer ähnlichen Form lassen sich also die *Medullosae,* zumal *Neuropteromedullosa,* leicht ableiten.



Fig. 513. Pecopteromedullosa anglica. I. Blatt (Alethopteris lonchitica), nach ZEILLER. II. (unten links) Samen (Trigonocarpon), nach HUTTON.

Eine vermutlich ebenfalls zu den *Pteridospermeae* gehörige Gruppe ist die der polystelen *Cladoxyleae,* von denen *Cladoxylon mirabile* aus Thüringen von SOLMS-LAUBACH eingehend untersucht wurde. Sie zeigen große Uebereinstimmung mit den *Pecopteromedullosen,* von welchen sie vielleicht einen Seitenzweig bilden, oder umgekehrt sind vielleicht die *Pecopteromedullosen* als Seitenzweig von ihnen zu betrachten, denn die *Cladoxyleae* sind schon aus dem unteren Karbon ganz in der Nähe des Devons bekannt.

Wir erhalten also für die *Pteridospermeae* folgenden Stammbaum, welcher zu gleicher Zeit ihre vermutlichen Beziehungen zu anderen Gruppen angibt.


Cycadophyta
Bennettiteae
Cycadeae
Cycadoxyleae
z. B. Stamm: Ptychoxylon
Blatt: Pterophyllum
Fruktifikation: Cycadospadix
Monostele Pteridospermeae
Lyginodendreae
Lyginodendron
(siphonostel)
Heterangium
(haplostel)
Meristele Pteridospermeae
Medulloseae
Neuropteromedullosa
(meristel; mit Differenzierung in peripheren und zentral gelegenen Stelen)
Pecopteromedullosa
(gleichmäßig meristel)
Sutcliffia
(haplostel mit anfangender Meristelie)
Cladoxyleae
(meristel)
Cordaitales
Ginkgoeae
Cordaiteae
Poroxylon
Samen: Rhabdocarpus Brogn.
nicht Pachytesta
Primofilices

Fünfundvierzigste Vorlesung.

Die Polyciliaten.

V. Die Cycadophyta.

Die *Cycadophyta* unterscheiden sich von den *Cycadofilices* zumal durch ihre stark metamorphosierten Sporophylle, wenn auch die Makrosporophylle von *Cycas* vermutlich nicht so sehr von den der *Pteridospermeae* verschieden gewesen sein werden.

Was ihren Anschluß betrifft, so müssen sie zweifellos von den *Pteridospermen* oder *Cycadofilices* hergeleitet werden, und Worsdell meint sie sogar direkt an *Neuropteromedullosa* anschließen zu können unter der Annahme, daß die peripher gelegenen fusionierten Stelen derselben sich zum Holzkörper der *Cycadeen* entwickelt haben und die zentral gelegenen Stelen zu den markständigen Bündeln der *Cycadeen* reduziert sind.

Hingegen meint Scott meines Erachtens mit Recht, daß die Struktur des *Cycadeen*-Stammes nicht von Polystelie hergeleitet werden kann, sondern mehr Uebereinstimmung mit der von *Lyginodendron* aufweist. So würde man zu der Auffassung kommen, daß die *Cycadeen* am besten von *Lyginodendron* hergeleitet werden können, eine Ansicht, welche durch die Auffassung von Miß Stopes, nach der das eine Integument des *Cycadeen*-Samens aus der Fusion des *Lyginodendron*-Samenintegumentes mit der Cupula entstanden sei, unterstützt werden würde.

Aber Scott meint, daß *Trigonocarpon,* der Same einer *Medullosee* also, die meiste Uebereinstimmung mit dem *Cycas*-Samen zeigt, und daß man das Integument von *Cycas* nicht als ein doppeltes auffassen darf.

Er betrachtet das innere Gefäßbündelsystem des *Cycas*-Integuments vielmehr als das Homologon des nucellären Gefäßbündelsystems von *Trigonocarpon* oder *Stephanospermum.*

Für beide Auffassungen läßt sich manches sagen, so daß wir wohl am besten die *Cycadophyta* irgendwo zwischen die *Lyginodendreen* und *Medulloseen* in den *Cycadofilices* wurzeln lassen.

Die ältesten *Cycadophyten*-Reste und zu gleicher Zeit die Formen, welche die meiste Uebereinstimmung mit *Lyginodendron* zeigen in bezug auf die anatomische Struktur, sind die

Cycadoxyleae,

welche wir jetzt besprechen wollen. Fangen wir mit der Anatomie ihrer als

Ptychoxylon und Cycadoxylon

beschriebenen Stammreste an. Von diesen steht *Cycadoxylon* dem *Lyginodendron* am nächsten, ja *Cycadoxylon robustum* ist sogar als *Lyginodendron robustum* beschrieben worden. Es ist von *Lyginodendron* denn auch eigentlich nur dadurch verschieden, daß die bei diesem Genus vorkommenden primären Holzstränge an der Grenze des Markes nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden können und jedenfalls, wenn sie vorhanden wären, denn doch stark reduziert sein müssen.

Auch an den Blattbündeln, deren Reste durch das sekundäre Holz hindurchgehen, hat man das primäre Xylem nicht entdecken können.

Es bleibt also eine offene Frage, ob das primäre Holz in derselben Weise wie bei *Lyginodendron* angeordnet war, also mesarch lag, oder ob das gesamte Holz zentrifugal gebildet wurde wie bei den *Cycadeen*.

Bei *Cycadoxylon* tritt im Marke anomales Holz auf, und zwar konstant, so daß eine Eigenschaft, welche bei *Lyginodendron* bloß zeitweilig auftrat — man kennt nämlich nur einige wenige Stücke *Lyginodendron*-Holzes mit anomalem Holze (vergl. SCOTT, S. 322) — hier konstant geworden ist.

Diese anomalen Gefäßbündelgewebe liegen so wie bei denjenigen *Lyginodendron*-Stämmen, welche diese Eigentümlichkeit aufweisen. in den äußeren Schichten des Markes und sind umgekehrt orientiert, d. h. das Phloem liegt an der Innen-, das Xylem an der Außenseite.

Diese markständigen Gefäßbündel sind also denen von *Neuropteromedullosa* nicht homolog, denn bei diesen sind die markständigen Bündel normal orientiert, und der *Cycadoxylon*-Stamm läßt sich also nicht als eine Meristele auffassen, sondern ist monostel. Das sekundäre Holz von *Cycadoxylon* war durch seine breiten und hohen Markstrahlen sehr parenchymatös und erinnert sehr an das Holz rezenter *Cycadeen*.

Denselben Typus zeigt der viel dünnere Stamm: *Cycadoxylon Fremyi*. In der Rinde treffen wir dort Schleimkanäle an, und innerhalb der Rinde liegt ein Ring normalen Holzes und Phloems, der genau den Geweben einer modernen *Cycadee* gleicht. Das Protoxylem liegt an der Innenseite, und das ganze normale Holz wird also zentrifugal gebildet, wie bei den rezenten *Cycadeen*.

Ein einziges Mal aber konnte SEWARD Strukturen nachweisen, welche Spuren mesarchen Baues zeigten, vielleicht ein Ueberbleibsel *Lyginodendron*-artiger Ahnen.

Das gleiche, umgekehrt orientierte, anomale, markständige Holz wie bei *Cycadoxylon robustum* wird auch hier angetroffen.

Dieser Stamm wurde im Perm von Autun gefunden, in welchem auch Stämme von *Ptychoxylon Levyi* vorkommen. Er erinnert auf den ersten Blick viel mehr an einen meristelen, aber dann müßte die markständige Stele ihr Phloem an der Innenseite gehabt haben. Ueberdies darf man die anscheinend flachrunden äußeren Stelen nicht als solche

auffassen, man muß vielmehr die einwärts gebogenen Enden ansehen als markständige Bündel von derselben Struktur wie die von *Cycadoxylon,* welche sich dem äußeren anomalen Holzring angesetzt haben und hier vermutlich entstanden sind infolge davon, daß sich die kambialen Teilungen durch die Blattlücken hindurch nach innen fortsetzen, wie dies in einzelnen Fällen schon bei *Lyginodendron* deutlich zu sehen ist.

Die *Cycadoxyleae* lassen sich also weit besser von den monostelen *Lyginodendreen* als von den meristelen *Medulloseen* herleiten.

In denselben permatischen Schichten von Autun sind *Cycas*-artige Blätter gefunden worden, welche die Namen *Pterophyllum* und

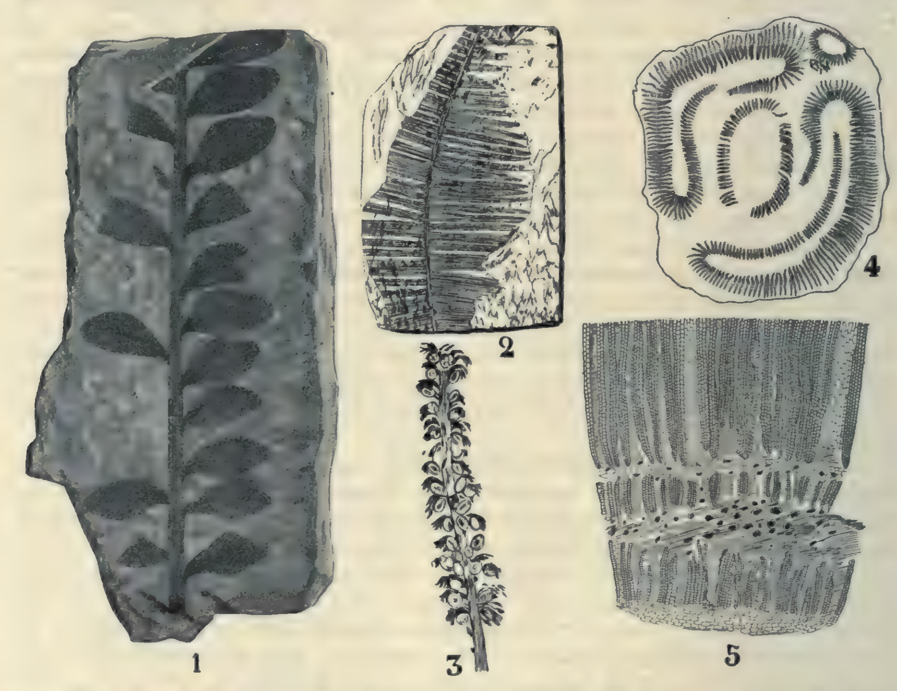


Fig. 514. 1 Sphenozamites Rochei, nach RENAULT. 2 Pterophyllum Cambrayi, nach RENAULT. 3 Cycadospadix Milleryensis, nach RENAULT. 4 Querschnitt eines entrindeten Stammes von Ptychoxylon Levyi, nach RENAULT, das Xylem dunkel, das Phloem heller. 5 Cycadoxylon robustum. Teil eines Querschnittes, mit dem inneren Teil des normalen Holzes mit zwei anomalen Holz- und Bastzonen. Oben normales sekundäres Holz, unten die beiden abnormalen Zonen.

Sphenozamites erhalten haben. Erstere gleichen denen einer rezenten *Cycas* oder eines *Dioon,* letztere denen einer rezenten *Zamia.* Vermutlich waren dies Blätter von *Cycadoxyleen.*

Als Fruktifikation gehörte vielleicht zu diesen Organismen das als *Cycadospadix Milleryensis* bekannte Fossil aus denselben Schichten. Eine Achse trug hier zahlreiche gefranste Sporophylle, von denen ein jedes 2 Samen hervorbrachte. Nach RENAULT stehen diese Sporophylle in Spiralen, und deswegen betrachtet er das Ganze als einen lockeren Strobilus.

Mit Sicherheit läßt sich aber die Blattstellung nicht feststellen, und so meint SCOTT, daß die Möglichkeit nicht ausgeschlossen sei, daß das

Ganze nur ein Sporophyll mit mehreren Fiedern ist, einem Sporophyll von *Cycas* vergleichbar.

Dagegen scheint mir das Vorhandensein zweier Samen an jeder „Fieder“ zu sprechen, ein Verhalten, das viel mehr an den Strobilus von *Zamia* erinnert.

Ich bin denn auch geneigt, das Fossil unter Diskussion mit Renault als einen Strobilus aufzufassen.

An die *Cycadoxyleen* können wir nun die

Cycadales

anschließen, welche zwei distinkte Ordnungen umfassen, die *Cycadeae* mit noch lebenden Repräsentanten und die ganz ausgestorbenen *Bennettiteen.*

Fangen wir unsere Betrachtungen mit den rezenten

Cycadeen

an. Es gehören dazu 9 Genera mit 107 Arten, von denen 4 Genera, *Zamia*, *Microcycas*, *Ceratozamia* und *Dioon*, in der Neuen Welt vorkommen, nämlich in Süd-, Mittel- und im südlicheren Nordamerika, während die übrigen in den Tropen und Subtropen der alten Welt angetroffen werden, und zwar *Encephalartos* und *Stangeria* in Süd- und Ostafrika, *Cycas* in Afrika, Ostasien und Australien, und *Macrozamia* sowie *Bowenia* in Australien. Welches die primitivsten Formen sind, ist schwer zu sagen. *Cycas* steht in bezug auf ihre Makrosporophylle sicher den *Cycadofilices* am nächsten, *Stangeria* nähert sich denselben am meisten durch ihre farnartige Blattnervatur, während *Microcycas* sicher von allen bisher bekannten Genera die primitivste x-Generation besitzt.

Da *Cycas* aber durch die Struktur ihrer Makrosporophylle ganz allein dasteht, ist es vielleicht angebracht, unsere Besprechungen mit diesem Genus anzufangen.

Wir können also die *Cycadeae* einteilen in:

A. Makrosporophylle wenig von Laubblättern verschieden; der Stamm wächst durch die weibliche Blüte hindurch *Cycadaceae*
B. Makrosporophylle mehr von den Laubblättern verschieden, zusammen einen Strobilus bildend, durch welchen der Stamm nicht hindurchwächst . . . . *Zamiaceae*

Zu den

Cycadaceen

gehört nur das Genus

Cycas.

Die meisten *Cycas*-Arten haben einen verhältnismäßig kurzen, ziemlich dicken unverzweigten Stamm, der von unten bis oben mit den unteren Teilen der abgefallenen Blätter bedeckt ist, eine mehr oder weniger braune Farbe hat und eine Krone grüner, gefiederter großer Blätter trägt, in deren Mitte der breite, von Blattschuppen geschützte Vegetationspunkt als breiter, niedriger Kegel sichtbar ist.

Gewisse Arten sind durch den Besitz eines sehr dicken Stammes charakterisiert, so z. B. *Cycas revoluta,* deren Stamm 1 m Durchmesser erreichen kann, und *C. media,* die mehr als 20 m hoch werden kann.

Die Knospenschuppen, welche den Vegetationspunkt einhüllen, treten in periodischem Wechsel mit den Laubblättern auf, und zwar so, daß jedes Jahr oder jedes zweite Jahr eine Rosette großer Laubblätter gebildet wird, zwischen denen sich dann der Vegetationspunkt mit Knospenschuppen einhüllt.

Im Inneren der Endknospe werden die Laubblätter so weit ausgebildet, daß sie, wenn sie die Knospenschuppen beiseite schieben, sich nur noch zu entfalten brauchen, was denn auch wunderbar schnell geschieht, wie untenstehende beide, zu Kew aufgenommene Photos von *Dioon* zeigen, von denen das zweite nur 72 Stunden älter als das erstere ist. Da der nächste Blattwirtel sich erst 1 oder 2 Jahre später entfaltet, so ist also die Bildungszeit im Vergleich mit der Entfaltungszeit sehr lang.

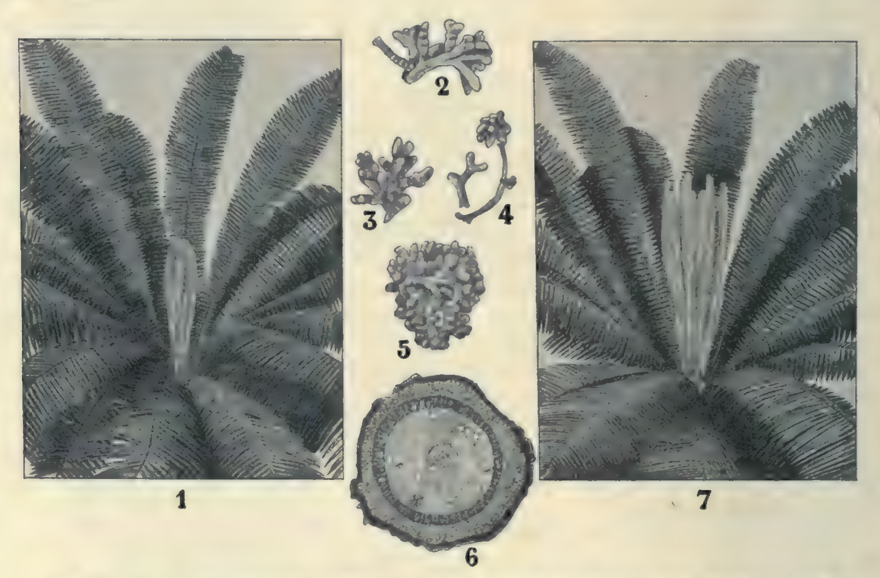


Fig. 515. 1, 7 Zwei Photographien von Dioon in Kew, mit einem Intervall von 72 Stunden aufgenommen. 2—5 Korallenähnliche Wurzeln von Cycas, nach COULTER und CHAMBERLAIN. 6 Querschnitt eines solchen, die Algenzone zeigend.

Im Knospenzustand erinnern die *Cycas*-Blätter noch einigermaßen an die der Farne. Zwar ist bei *Cycas* das Blatt selbst gestreckt, aber die Fiedern sind farnartig eingerollt, und bei *Zamia* und *Ceratozamia* ist das Blatt selbst an der Spitze mehr oder weniger eingerollt, während die Fiedern hier gerade sind. Internodien sind am *Cycas*-Stamme ebensowenig wie am Baumfarnstamme vorhanden. Auch ist das sekundäre Dickenwachstum gering, die Zunahme an Umfang beruht zumal auf primärem Dickenwachstum hart unter dem Vegetationspunkte.

Von allen *Kryptogamen* unterscheiden sich die *Cycadeen* durch den Besitz einer Pfahlwurzel. Eigentümlich ist das zeitweilige Vorkommen von über den Boden hervorragenden sogenannten Korallenwurzeln, in denen REINKE das Vorhandensein einer *Nostoccacee* nachwies. Diese scheint aber nach den Untersuchungen LIFES nicht die direkte Ursache der Korallenform dieser Wurzeln zu sein, da er solche auch ohne endophytische Alge gefunden hat. Vermutlich spielen auch hier Bakterien

eine Rolle. Inwieweit man hier an eine Assimilation freien Stickstoffes, wie diese in den Knöllchen der *Leguminosen* stattfindet, denken darf, ist eine noch offene Frage.

Bei *Cycas* ist die weibliche Blüte eine nur wenig metamorphosierte Blattrosette, in deren Zentrum sich der mit Knospenschuppen bedeckte Vegetationspunkt genau so wie im Zentrum eines Laubblattwirtels befindet.

Man hat also kaum das Recht, bei *Cycas* von einer weiblichen Blüte zu reden, gewiß nicht mehr als z. B. beim Farn *Struthiopteris*, welcher ebenfalls zwischen je zwei Laubblattwirteln einen Sporophyllwirtel bildet. Die hellgelben, weich-flaumigen Sporophylle sind zwar viel kleiner als die Laubblätter, weichen aber in ihrer Form nur wenig von jungen Laubblättern ab.

Die unteren Fiedern aber sind durch orangerote Makrosporangien oder Ovula ersetzt, welche noch vor der Befruchtung der Archegonien, die auf dem in ihrem Inneren vorhandenen Prothallium entstanden, die Größe einer Pflaume erreichen.

Nach der Befruchtung erreicht der Same aber die Größe eines mittelmäßigen Apfels.

Die männliche Blüte ist ein viel einheitlicheres Organ. Sie steht bei *Cycas* sowie bei allen rezenten *Cycadeen* auf anderen Pflanzen als auf denen, welche die Makrosporophylle tragen; die *Cycadeen* sind also diöcisch.

Bei *Cycas* ist die männliche Blüte ein terminaler Strobilus mit spiraliger Blattstellung. Die Sporophylle sind schuppenförmige, mehr oder weniger dreieckige Organe, welche an ihrer ganzen Unterseite mit zahlreichen Mikrosporangien bedeckt sind. Vielleicht ist hier der Strobilus, falls er wirklich terminal sein sollte, bloß als eine Verlängerung des Vegetationspunktes mit einigen fertil gewordenen Blattwirteln aufzufassen, in welchem Falle der Unterschied zwischen der männlichen und der weiblichen Blüte von *Cycas* nicht so groß wäre, wie dies auf den ersten Blick der Fall zu sein scheint.

Nachdem wir nun eine allgemeine Einsicht in den Bau von *Cycas* erhalten haben, wollen wir die verschiedenen Organe einmal betrachten und beginnen mit der

Stammanatomie der *Cycadeen*

im allgemeinen, welche ich ganz von Wieland entleihe. Der erwachsene *Cycadeen*-Stamm besteht, so wie der der *Gymnospermen* und *Dikotylen*, aus einem Holzring, der ein umfangreiches Mark umschließt und von Cambium und Phloem umgeben ist. Letzteres wird von einer dicken Rinde umschlossen, die außen von einem Borke bildenden Periderm eingehüllt wird. An der Außenseite befindet sich schließlich, wie wir sahen, ein aus alten Blattbasen und älteren Teilen der Borke gebildeter Panzer, worüber später.

Das Mark nimmt meistens etwa $^1/_3$ des Stammdurchmessers ein und ist also viel stärker als bei den rezenten *Gymnospermen* und wenigstens ebenso stark wie bei den *Cordaitalen*. Wie bekannt, liefert das *Cycas*-Mark und das Mark einiger anderer *Cycadeen* Stärke oder Sago, und deswegen heißt z. B. *Encephalartos* Kaffernbrot.

In der Jugend enthält das Mark nur stärkeerfülltes Parenchym und Schleimkanäle, während es sich zwischen die Holzsegmente in schmäleren und breiteren Markstrahlen fortsetzt.

Encephalartos und *Macrozamia* machen aber mit einigen, vielleicht sogar mit allen ihren Arten eine Ausnahme durch den Besitz anastomosierender markständiger Bündel, welche in den älteren Markteilen entstehen und das Mark in allen Richtungen durchsetzen. Diese markständigen Bündel haben kein Protoxylem, ihr Phloem ist nach der Seite des sie begleitenden Schleimkanales gerichtet, und wo solche Kanäle in die Rinde hineingehen, fügt sich das Bündel zu dem normalen Holzring.

Andere Gefäßbündelsysteme, welche sich bisweilen im Mark finden, stehen in Beziehung zur Blüte.

Bei *Dioon, Stangeria, Ceratozamia, Zamia* etc. enthält der Stamm von Individuen, welche fruktifiziert haben, eine große Zahl regelmäßig angeordneter Gefäßbündelsysteme, von welchen jedes aus einem Zylinder von Gefäßbündeln besteht, welcher zu einem Blütenkolben führt. Letzterer ist lateral zwischen den alten Blattbasen auf dem Stamme inseriert.

Diese Struktur kommt in folgender Weise zustande.

Jeder Blütenstiel stand einmal terminal und enthielt also den Stammvegetationspunkt, welcher durch das Reifen der Blüte zugrunde ging.

Ein neuer Vegetationspunkt wurde dann als sympodialer Zweig ganz nahe der Basis des Blütenstieles gebildet, und schob den Blütenstiel beiseite. In dieser Weise wurden durch das nachträgliche Dickenwachstum der Stammspitze die Gefäßbündelsysteme aller nachfolgenden Strobili im Mark eingeschlossen.

In bezug auf das Gefäßbündelsystem kann man bei den *Cycadeen* zwei Typen unterscheiden:

a) den monoxylen Typus, mit nur einer Xylem- und Phloemzone,
b) den polyxylen Typus, der außer dieser anomale Serien enthält.

Der monoxyle Typus.

Bei *Zamia, Dioon, Stangeria, Ceratozamia* und *Microcycas* (?) wird das umfangreiche Mark von einem mehr oder weniger offenen Netzwerk kollateraler Bündel umschlossen, um welche herum eine dicke Rinde sich befindet.

Bei diesen Stämmen wird kein weiteres Cambium gebildet, und es gibt kein bedeutendes sekundäres Dickenwachstum. Das Phloem ist meistens gut entwickelt und oft ebenso dick oder fast ebenso dick wie das Xylem.

Auf dem Querschnitt sehen wir also das Xylem als einen das Mark umgebenden Ring, der mehr oder weniger gleichmäßig in Segmente enger keilförmiger Zellgruppen zerlegt wird durch die breiten, primären Markstrahlen, während in den Segmenten selbst schmälere Markstrahlen vorkommen. Außen liegt dem Xylem das Cambium an, und außerhalb dieses liegen Phloemsegmente, welche genau mit den Xylemsegmenten korrespondieren und also die kollateralen Bündel, aus welchen die Gefäßbündelzone besteht, vervollständigen.

So wie in den Xylemsegmenten, finden wir in den Phloemsegmenten schmale Markstrahlen bei *Zamia* und *Stangeria,* während in der Pfahlwurzel von *Zamia floridana* und in den Stämmen von *Cycas, Dioon, Encephalartos, Macrozamia* etc. im Phloem sklerenchymatische Elemente vorkommen, welche die Festigkeit sehr erhöhen und bei schwacher Vergrößerung auf den ersten Blick nicht immer leicht von Xylemelementen zu unterscheiden sind. Außerhalb dieser sekundären Phloemzone sieht man bisweilen das zusammengedrückte primäre Phloem.

In den Markstrahlen vieler *Cycadeen* findet man weiter Idioblasten und Kalkoxalatkristalle als sphärische Aggregate, viel z. B. bei *Zamia floridana.*

Bei *Cycas* etc. finden wir überdies eben innerhalb der beschriebenen Xylemteile im Mark zerstreut Gruppen von einigen wenigen bis 10 oder mehr Xylemzellen, in mehr oder weniger regelmäßigen Reihen. Diese liegen so ziemlich in derselben Weise angeordnet wie das zentripetale Xylem der primären Stelen und deuten, wie wir bald sehen werden, die Ursprungsstellen der durch die Markstrahlen austretenden Bündel an.

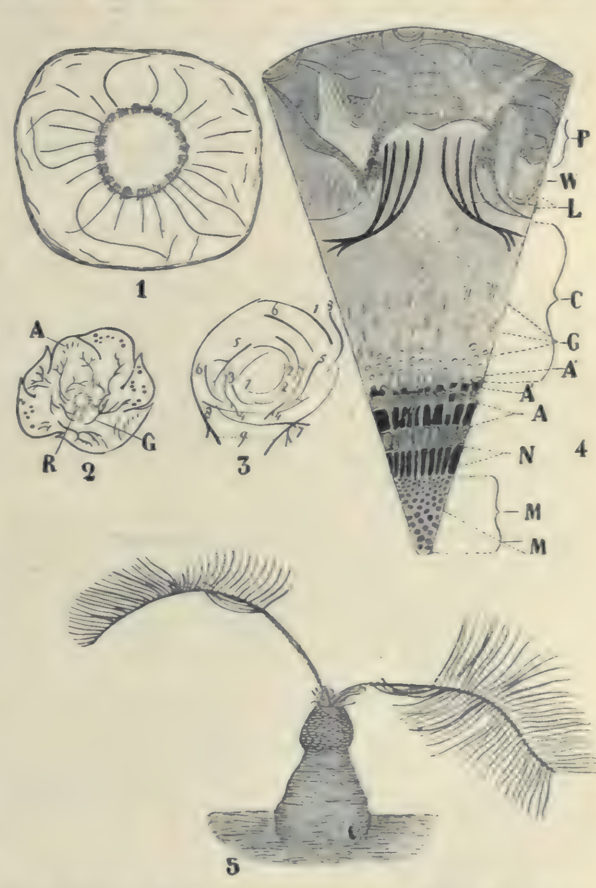


Fig. 516. Gefäßbündelverlauf bei Cycadeen, nach WIELAND. 1 Zamia floridana DC. Präparat, um den Verlauf der Gefäßbündel auf dem Querschnitt zu demonstrieren. Da die meisten Blattspuren ungefähr unter einem Winkel von 35° aus der Stammstele entspringen, ist kein Querschnitt gemacht worden, sondern der Stamm ist auf einer Kegeloberfläche mit einem Winkel von etwa 35° auspräpariert. Viele der Blattbündel verlaufen deutlich von der Stele bis an das Phelloderm und den Kork, der den Stamm bedeckt. Kein einziges der Gürtelbündel weicht lateral mehr als 60° des Stammumfanges ab; dies wird aber hauptsächlich dadurch verursacht, daß die äußere Rinde, in welcher die Bündelkrümmung stärker ist, durch das vorschreitende Phelloderm abgeschnitten wird. 2, 3 Cycas revoluta, nach DE BARY. 2 Querschnitt durch die Spitze eines jungen Stammes. A Blattinsertion, G Gürtelbündel, R Stammstele. 3 Dicker Querschnitt, in akroskopischer Ansicht, genau unterhalb des Vegetationspunktes eines lateralen Zweiges geführt, und mit KOH aufgehellt. Blattbündelpaare von 9 aufeinander folgenden Blättern von übereinanderliegenden Ebenen zusammen in der Ebene des Papiers eingezeichnet und an deren Austrittsstellen numeriert, mit dem jüngsten (1) anfangend. Der Blattbündelverlauf ist angegeben bis an den Punkt, wo jedes Bündel scharf in die Blattbasis einbiegt. Anastomosen der Bündel in der Rinde nur schwach entwickelt. 4 Macrozamia Fraseri, Querschnitt des Stammes, nach WORSDELL. P Periderm in sukzessive gebildeten Schichten, W Wand von einer der Blattbasen, L Blattbasis, C Rinde, G Gürtelbündel, A'' isoliertes Bündel der dritten anomalen Holzzone, A' zweite anomale Zone, A erste anomale Holzzone, N normales Holz (Xylem dunkel, Phloem hell), M Mark, M' Markbündel. 5 Cycas media, die schnelle Abwerfung des Stammpanzers zeigend.

Auf radialen Schnitten erwachsener Stämme konstatiert man das Fehlen von Protoxylem, so bestehen die Xylemteile von *Zamia floridana* z. B. ganz aus Spiraltracheiden, die von *Stangeria* aus leiterförmig getüpfelten Tracheiden. Sehr in die Augen fallend sind auf radialen

Schnitten die großen Markstrahlplatten und die zahllosen sich auswärts krümmenden Gefäßbündel, deren Phloem und Xylem vorwiegend aus den entsprechenden Schichten des Gefäßbündelringes entspringt, und welche die Markstrahlen durchlaufen und in die Rinde eintreten.

Die zerstreuten markständigen Xylemgruppen, welche wir auf dem Querschnitt beobachteten, entpuppen sich nun als ein untereinander und mit den Innenseiten der Holzsegmente anastomosierendes Xylemsystem und als der innere Ursprung der durch die Markstrahlen austretenden Bündel.

Auf Tangentialschnitten sieht man deutlich, daß die Bündel zusammen eine Dictyostele bilden. In den unteren Ecken der Maschen entstehen oft unregelmäßige Xylemstränge, welche zum Teil den Ursprung der Blattbündel darstellen. Liegt der Schnitt etwas weiter auswärts, so sieht man in jeder Masche ein quer getroffenes Blattbündel mit seinem nach oben gerichteten Xylem und oft mit einem Schleimkanale.

Der polyxyle Typus.

Bei *Cycas*, *Macrozamia*, *Encephalartos* und *Bowenia* bleibt die Xylemzone nicht einfach, sondern wiederholt sich einigemale in der Rinde.

So entstehen verschiedene ringförmige Holzzonen ineinander, welche aber auswärts je länger desto undeutlicher werden. Die Figuren, in denen das Holz schwarz, das Phloem punktiert ist, zeigen dies deutlich (vergl. Fig. 516, 4).

So können im polyxylischen Stamm, der in der Jugend monoxyl ist, in den inneren Rindenschichten 1—12 Cambien gebildet werden, welche die anomalen Zonen hervorbringen.

Zwischen der normalen Holzzone und der ersten anomalen aber normal orientierten Zone kann bei *Macrozamia* (siehe Fig. 516, 4) und bei *Bowenia* ein tertiäres Cambium entstehen mit ganz oder partiell umgekehrter Orientierung, an anomales Holz der *Cycadoxyleen* erinnernd.

Die Blattbündel treten in derselben Weise wie beim monoxylen Typus nach außen und müssen also hier die anomalen Zonen durchbrechen.

Die Rinde

nimmt $^1/_3$ bis $^2/_3$ (*Zamia floridana*) des Stammdurchmessers ein. Sie besteht aus Parenchym, in welchem Blattbündel und Blütenstielbündel, sowie Schleimkanäle verlaufen. Nach innen zu wird sie von der Stele, nach außen in den älteren Teilen vom Periderm und in den jüngeren von den Blattbasen begrenzt.

Bei den Farnen verlaufen die Blattbündel von der Stele aus schief aufwärts in die Basis des Blattstieles hinein, und bei den fossilen *Bennetiteen* ist der Verlauf fast genau so. Bei den *Cycadeen* ist dieser Verlauf, der ursprünglich auch wohl so gewesen sein wird, mehr oder weniger gestört.

Diesem primitiven Verlauf am nächsten kommt man in der jungen Stammspitze oder in den Blütenstielsträngen, am kompliziertesten und am meisten modifiziert ist er in den schwer gepanzerten erwachsenen Stämmen von *Dioon* und *Cycas*.

Verschiedene *Zamien* und *Stangerien* sind nicht ganz so kompliziert. Die Blattbündel von *Zamia floridana* zweigen sich von der Stele unter einem Winkel von etwa 30° ab, laufen aufwärts und bleiben so, in der Rinde verlaufend, bis sie etwa $^2/_3$, selten fast die ganze Rinde durchlaufen

haben, und krümmen sich dann langsam aufwärts, links oder rechts umbiegend, wobei sie bisweilen bis 50 oder 60° des Rindenumfanges durchlaufen (siehe Fig. 516, 1), bevor sie vom Periderm abgeschnitten werden oder in das Blatt eintreten. Jedes Blatt enthält ein Paar von entgegengesetzten Richtungen kommender Bündel.

Zamia muricata zeigt einen ähnlichen Blattbündelverlauf, und bei *Stangeria* finden wir nur geringe Krümmung, was aber durch das schnelle Einwärts-Einschneiden des Periderms erklärt wird.

Bei der Beschreibung dieser komplizierten Typen verwendet man folgende Termini:

a) Markscheidenbündel (radial traces), wenn die Bündel jedes für sich oder in der Form eines mehr oder weniger anastomosierenden Systems direkt aus der Stele entspringen,
b) Gürtelbündel (girdle traces) für die gekrümmten Fortsätze der Markscheidenbündel in den äußeren Rindenteilen,
c) radiale Verbindungen (radial connections) für die Anastomosen zwischen den Gürtelbündeln.

Bei *Cycas* gabeln sich die Markscheidenbündel meistens bald nach ihrer Entstehung, und diese geben vielfach anderen Zweigen den Ursprung, welche mehr oder weniger mit anderen Bündeln anastomosieren, sowohl mit lateral von ihnen gelegenen wie mit den jüngeren Bündeln oberhalb oder mit den älteren unterhalb derselben. Das so gebildete komplizierte Netzwerk wird dann lateral und vertikal an den festeren Gürtelbündeln aufgehängt, welche hier fast durch 180° des Rindenumfanges hindurch in schwacher Spirale verlaufen und dann, scharf nach außen biegend, in die Blattbasis eintreten.

Ein Paar solcher Gürtelbündel, von entgegengesetzter Richtung kommend und doch gemeinsamen radialen Ursprungs, zwei Zweige eines Markscheidenbündels also, welche demnach zusammen den ganzen Rindenumfang durchlaufen haben, bilden die Gefäßbündelversorgung des Blattes.

Infolge dieser Struktur kreuzen die beiden Bündel eines jeden Blattes sukzessive die Bündel jedes anderen Blattes desselben Wirtels, so daß, wenn die Blattwirtel nachfolgender Jahre erscheinen, eine mehr oder weniger distinkte Gruppierung in Jahrringen von Blattbündeln entsteht, die aber in verschiedenen Weisen anastomosieren.

Was die Struktur der rindenständigen Bündel betrifft, so liegt deren Xylem nach außen, ihr Phloem nach innen. Wir finden aber, zumal bei *Cycas*, auch wohl konzentrische Bündel ektophloischer siphonosteler Struktur.

Vielleicht sind dies vorwiegend die in die Makrosporophylle eintretenden Bündel. Um dem Dickenwachstum der Rinde nachgeben zu können, sind die Bündel mehr oder weniger elastisch, eine Eigenschaft, welche sie den spiralförmigen Verdickungsleisten ihrer Tracheiden verdanken. Die Rindenbündel verleihen zweifellos die, zumal hohen Stämmen nötige, Festigkeit. Der

Panzer der *Cycadeen*

besteht aus den stehen gebliebenen Blattbasen und Sporophyllbasen mit den eventuell auf diesen vorhandenen Haaren. Unter den verdorrten Enden der Blattbasen entsteht im noch lebenden Gewebe ein Periderm, das Kork- und Rindenzellen bildet als eine äußere Schutzschicht des Panzers.

Nach und nach schwindet dieser Panzer, so daß die unteren Teile vieler höher hinauf gepanzerter Stämme kahl sind. Bei großen *Cycas*-Stämmen kann der Panzer bis 10 cm dick sein, bei *Zamia* und *Stangeria* fallen die Blattbasen bald ab.

Das eigentliche Rindenperiderm, welches unter den Blattbasen entsteht, besteht aus zwei Schichten, aus einer äußeren Korkschicht, die die Borke bildet, und aus einer dickeren inneren Peridermschicht. Es ist ein zentripetal fortschreitendes, einschneidendes Gewebe. Es entsteht in folgender Weise. Sobald ein Blatt zu welken anfängt, bildet sich im lebenden Gewebe der zurückbleibenden Blattbasis eine transversale Peridermschicht, diese wird von einer weiter nach innen gebildeten Schicht gefolgt usw., bis die ganze Blattbasis im Niveau der Rinde abgeschnitten ist. Dann wird



Fig. 517. 1 Encephalartos Ghellinckii, eine südafrikanische Cycadee mit ziemlich persistentem Panzer. Die außergewöhnlich langen und schmalen Fiedern geben den Blättern ein ausgesprochen fiederartiges Gepräge. 2 Dioon edule, die starke Pfahlwurzel zeigend, aus welcher die übrigen Wurzeln entspringen.

in derselben Weise, weiter einwärts, eine Peridermschicht gebildet, und so werden die Blattbasen und die älteren Rindenschichten in von unten nach oben fortschreitender Weise abgeschnitten, was bei verschiedenen Arten sehr verschieden schnell geschieht. Schließlich ist also der Stamm nach außen nur durch solche Schichten geschützt, die vom Periderm gebildet werden.

Von der Wurzel der *Cycadeen* vernahmen wir schon, daß sie im Gegensatz zu allen *Kryptogamen* eine Pfahlwurzel ist.

Diese kann ebenso dick wie der Stamm werden. Bei den unterirdischen Stämmen gewisser *Zamia*-Arten bleibt die Pfahlwurzel deutlich, und deren laterale Zweige sind verhältnismäßig klein, bei den meisten Gattungen wird das Wurzelsystem schließlich fadenförmig und besteht aus sich vielfach verzweigenden sekundären Wurzeln oder Adventivwurzeln, welche sich in allen Richtungen ausbreiten und, wie wir schon sahen, oft über den Boden hervorragen. Das erste Dickenwachstum in

der Wurzel geht wie bei *Dikotylen* und *Gymnospermen* vor sich; später ist die Struktur so ziemlich dieselbe wie die des Stammes. Periderm, das die primäre Rinde abwirft, wird bald gebildet.

Betrachten wir jetzt die

Fruktifikation

von *Cycas*. Die Mikrosporophylle sind an der Unterseite mit etwa 700 Mikrosporangien bedeckt, und es ist nicht uninteressant zu erfahren, daß diese Sporangien nicht unregelmäßig über die ganze Fläche zerstreut sind, sondern in Soris von je 3—6 Sporangien stehen, also farnartig angeordnet sind, wie etwa bei *Angiopteris*, ein wichtiger Umstand, da man weiß, daß die *Bennettiteae* synangiale Mikrosporangien, an die Synangien der *Marattia* erinnernd, besitzen.



Fig. 518. 1 Cycas circinalis, ganzes Mikrosporophyll von der Unterseite gesehen; die Sporangien in Soris. 2, 3 Sori, nach BLUME. 4 Kleines Blatt. 5, 6 Makrosporophylle. 7 Männliche, 8 weibliche Pflanzen. 2—7 C. revoluta, nach Originalen im Reichsherbarium zu Leiden.

Auch die allgemeine Struktur und Oeffnungsweise des Mikrosporangiums kommt mit der der *Marattiaceen* überein, so daß WARMING denn auch schon vor 30 Jahren die Theorie verkünden konnte, daß es am besten wäre, die staminalen Schuppen der *Cycadeen* von den Sporophyllen der *Marattiaceen* abzuleiten.

In einer Hinsicht aber sind die Sporangien der *Cycadeen*, wenigstens die von *Ceratozamia*, *Encephalartos* und *Stangeria*, von denen der *Marattiaceen* nach COULTER und CHAMBERLAIN verschieden, sie besitzen nämlich auf der dem Sporophyll zugewendeten Seite Stomata, was wohl bei gewissen *Angiospermen*, aber nicht bei *Pteridophyten* vorkommt.

In den Sporangien entstehen die Mikrosporen in der gewöhnlichen Weise, Details werden wir später bei *Zamia* besprechen. Die x-Generation fängt natürlich mit der Reduktionsteilung in der Sporenmutterzelle an.

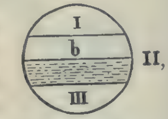
Die Keimung der Mikrosporen

beginnt schon innerhalb des Sporangiums, eine jede teilt sich dabei in 3 Zellen:



Mit Göbel fasse ich Zelle I und III als vegetative Zellen auf; letztere entwickelt sich später zum sogenannten Pollenschlauch, in welchen aber bei *Cycas* die männlichen Zellen nie eintreten. Er dringt bei *Cycas* in das Gewebe des Nucellus ein, verzweigt sich darin mehr oder weniger und entwickelt sich zu einem Haustorium, d. h. zu einem Nahrung aufnehmenden Organe. Er tut also genau, was man von einer vegetativen Zelle erwarten würde, welche sich einem parasitischen Leben anpaßt. Göbels Auffassung dieser Zelle als eine vegetative metamorphosierte Prothalliumzelle scheint mir denn auch natürlicher als die, nach welcher diese Zelle, wie vielfach geschieht, als eine Wandzelle des Antheridiums aufzufassen ist. Sie wird meistens Schlauchzelle oder Pollenschlauchzelle genannt.

Zelle II bildet die männlichen Fortpflanzungszellen und heißt deswegen mit Recht die generative Zelle. Was ihre morphologische Natur betrifft, so betrachte ich sie als das Homologon zweier wandlosen Antheridien, als zwei reduzierte Antheridien also. Zu dieser Auffassung gelange ich, weil sie sich später so teilt: und nur die punktierte Hälfte sich weiter entwickelt, d. h. zwei Spermatozoen bildet, also offenbar ein Antheridium ist, wärend die andere Hälfte, b, zugrunde geht. Wir wissen nun, daß 1 und 2 Antheridien bei nahe verwandten Formen auf dem Prothallium vorkommen, so bildet *Salvinia* 2, *Azolla* bloß 1 Antheridium. Daß hier ein Antheridium zu Grunde geht, ist wohl die Folge der geringen Nährstoffmenge. Bei anderen *Cycadeen*, z. B. bei *Zamia* und bei der *Ginkgoale: Gingko*, teilt sich Zelle 2 so:



und da auch hier nur der punktierte Teil Spermatozoen bildet, hat man, die Zelle II als Antheridium auffassend, die steril bleibende Hälfte b als Stielzelle, die fertile Zelle als Körperzelle gedeutet, eine Ausdrucksweise, welche Göbel mit Recht bespöttelt; indem er von einem eingesenkten gestielten Antheridium spricht. Diese Ausdrucksweise wird aber geradezu lächerlich, wenn man sie, wie vielfach geschieht, auf einen Fall wie den von *Cycas* überträgt, wo diese Zellen neben-, statt übereinander liegen. Da bei den *Cycadeen* die Wände in der männlichen x-Generation bald zugrunde gehen, kann man auf etwas älteren Stadien nicht gut mehr von Zellen reden und muß den Kernen nach ihrem Ursprung Namen geben. Ich will, um deutlich zu sein, später von einem Prothalliumnucleus reden, wenn der Nucleus von Zelle I, von einem generativen Nucleus, wenn der Nucleus von Zelle II, von einem fertilen generativen Nucleus, wenn der Nucleus von der punktierten Zelle, von einem sterilen generativen Nucleus, wenn der Nucleus von Zelle b und von einem Schlauchnucleus, wenn der Kern von Zelle III gemeint ist.

Wir können dann die Sache folgendermaßen beschreiben. Der Prothalliumnucleus bleibt an seiner Entstehungsstelle liegen, der Schlauchnucleus tritt in den als Haustorium fungierenden Pollenschlauch hinein, und der fertile und der sterile generative Nucleus, aus der Teilung des generativen Nucleus entstanden, bleiben nebeneinander in der Energide der ehemaligen generativen Zelle liegen. Diese generative Energide stößt nun alsbald den sterilen generativen Nucleus aus, welcher sich

neben den Prothalliumnucleus lagert (Fig. 519, 4, 5), während kurz vor der eigentlichen Befruchtung auch der Schlauchnucleus zurückkehrt und neben den Prothalliumnucleus und sterilen generativen Nucleus zu liegen kommt; keiner dieser drei Kerne entwickelt sich weiter, aber wenn diese drei versammelt sind, fängt der fertile generative Nucleus an sich zu teilen und unter seinem Einfluß auch die Energide der ehemaligen generativen Zelle, wodurch zwei bewegliche polyciliate Spermatozoen entstehen. Diese Entdeckung IKENOS bildete den Schlußstein des von HOFMEISTER aufgeführten Gebäudes, als dieser die *Gymnospermen* an die *Pteridophyten* anschloß. Er hat wohl nie geträumt, daß so hohe und typische Landorganismen wie die der *Cycadeen* noch einen so

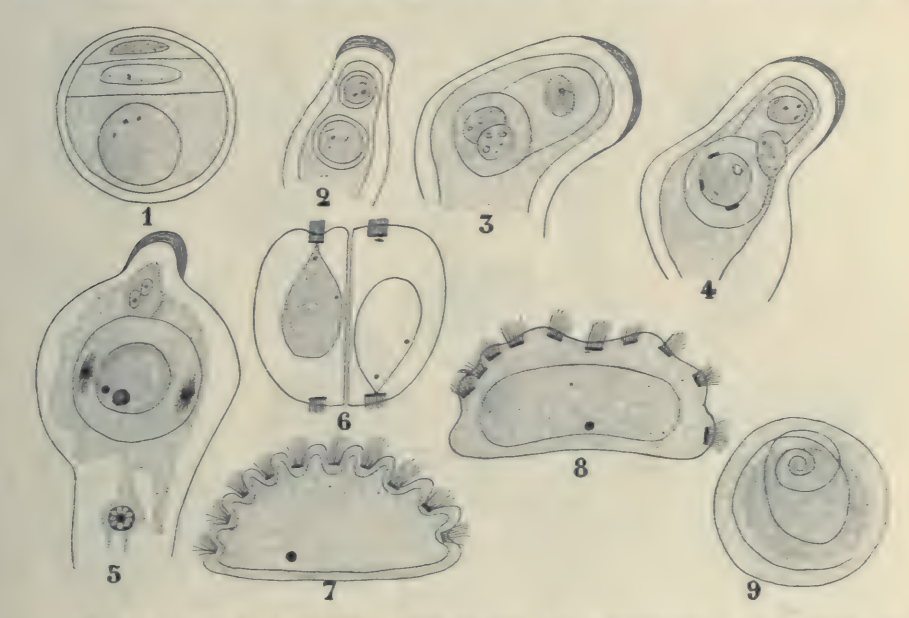


Fig. 519. Cycas revoluta. Entwickelung der Spermatozoen, nach IKENO aus COULTER und CHAMBERLAIN. 1 Männliche dreizellige x-Generation. 2 Die generative Zelle abgerundet. 3 Die generative Zelle geteilt. 4 Die erste Erscheinung der Blepharoplasten. 5 Die Spermatozoenmutterzelle kurz vor der Teilung, gut entwickelte Blepharoplasten zeigend. 6 Die beiden Spermatozoen mit ausgezogenen Kernen. 7—9 Weitere Entwickelung des Spermatozoons.

primitiven Charakter in ihrer Spermatozoenbildung zeigen würden, was deutlicher als alle Theorie ihre Abstammung von wasserbewohnenden Organismen beweist. Wie entwickelt sich nun dieses Spermatozoon?

In der generativen Energide erscheinen außerhalb des Nucleus zwei strahlige Körper, von WEBBER Blepharoplasten genannt, welche schließlich an den gegenüberliegenden Polen des Aequators liegen. Sie wachsen schnell und erreichen bei *Cycas* einen Durchmesser von 10—15 μ, während ihre Strahlen sich mit denen des cytoplasmatischen Netzwerkes zu vereinigen scheinen. Darauf teilen sich der Nucleus und die Energide in zwei in einer Richtung senkrecht zur Achse, welche die beiden Blepharoplasten verbindet, und jede dieser Tochterenergiden entwickelt sich zu einem polyciliaten Spermatozoon, welches meines Erachtens unnötigerweise von COULTER und CHAMBERLAIN als Spermatozoenmutter-

zelle aufgefaßt wird. Jedes Spermatozoon hat also einen Blepharoplasten, der zu einem spiralförmig gewordenen cilientragenden Bande auswächst.

Diese Spermatozoen sind sehr groß, mit bloßem Auge sichtbar und schwimmen im Zuckerwasser lebhaft umher.

Wie steht es nun mit der

weiblichen x-Generation?

Betrachten wir dazu zunächst die Makrosporangien. Wir sahen schon, daß diese bei *Cycas revoluta* unten an wenig metamorphosierten Makrosporophyllen stehen, an einer Stelle, welche sonst von einer Fieder



Fig. 520. Charakteristische Formen von makrosporophyllen rezenter Cycadeen, nach WIELAND. 1 Cycas revoluta. 2 C. circinalis. 3 C. Normanbyana. 4 Dioon edule. 5 Macrozamia Fraseri. 6 Zamia integrifolia. 7 Ceratozamia mexicana. 1 (SACHS), 3 (F. v. MÜLLER), 4 (MIQUEL), 5 (RICHARD). 8 Makrostrobilus von Dioon edule, nach COULTER und CHAMBERLAIN. 9—11 Längsschnitt und Sporophylle von Dioon edule. 12 Makrosporangium von Dioon edule, ebenfalls nach COULTER und CHAMBERLAIN.

eingenommen wird. Andere *Cycas*-Arten aber zeigen die Fiedern an ihren Sporophyllen viel weniger deutlich, sind also reduziert und nähern sich dadurch den Sporophyllen der eigentlichen Strobili tragenden *Cycadeen*, was hier beiläufig an der Hand von WIELAND betont werden mag.

Wie wir also sehen, ist es möglich, die *Zamiaceen* von den *Cycadaceen* abzuleiten. *C. circinalis* und *C. steenstrupii* bilden an der Spitze ihres Sporophylls undeutliche Fiedern; diese sind reduziert, so daß die Blattspitze nur noch einen gesägten Rand zeigt; sie tragen aber noch, wie bei *Cycas revoluta*, 3 oder mehrere Paare von Makrosporangien. Diese Zahl ist aber bei *C. Normanbyana* auf ein Paar reduziert, wodurch wir starken Anklang an *Dioon* erhalten, welches das am wenigsten reduzierte Sporophyll aller kegeltragenden *Cycadeen* besitzt.

Auch *Macrozamia Fraseri* zeigt noch das blattartige Ende des Sporophylls, welches bei den übrigen *Zamieae* viel stärker reduziert und schildförmig geworden ist. Wie diese Serie zeigt, ist es wohl zweifellos, daß auch diese schildförmigen Sporophylle als metamorphosierte Blätter betrachtet werden müssen.

In bezug auf die Makrosporangienbildung sei bemerkt, daß sich schon frühzeitig eine Gruppe sporogener Zellen genau unter der Epidermis differenziert, und zwar n i c h t als eine hypodermale Zellplatte, sondern als eine hypodermale Masse bedeutenden Umfanges.

Ob diese Gruppe als Archespor aufzufassen ist, oder ob sie noch auf ein wenigzelliges oder sogar einzelliges Archespor zurückgeführt werden kann, ist eine offene Frage. COULTER und CHAMBERLAIN erhielten den Eindruck eines ursprünglich vielzelligen Archespors.

Nachdem dieses Archespor gebildet ist, fangen die äußeren Zellen an sich stark zu teilen und bilden so die große sterile Spitze des Nucellus, um welchen herum sich ein dickes Integument mit langer und enger Mikropyle bildet. Infolge der Nucellusentwickelung oberhalb des Archespors kommt letzteres an die Basis des Nucellus zu liegen. Im sporogenen Gewebe entwickelt sich meistens nur eine Zelle weiter und bildet die Archespormutterzelle, welche durch Teilung die Makrosporen entstehen läßt. Darüber später.

Inzwischen hat die Spitze des Nucellus Kegelform angenommen und dringt in die Mikropyle ein. In dieser kegelförmigen Spitze entsteht eine unregelmäßig konische Vertiefung, die P o l l e n k a m m e r, in welcher die Mikrosporen, welche vom Winde verbreitet werden, von einem Flüssigkeitstropfen eingesogen werden. Die x-Generation fängt mit der Teilung der großen ausgewählten Spore an, welche dann tief im Nucellus in der Mitte des nicht zur Entwickelung gelangten sporogenen Gewebes liegt.

Nach TREUBS und LANGS Untersuchungen bei anderen *Cycadeen* teilt sich die Sporenmutterzelle in eine Reihe von 3 Zellen, von denen die untere zur Makrospore wird, während die anderen zugrunde gehen. Die Makrospore vergrößert sich nun sehr stark, verdrängt den größeren Teil des Nucellus und nimmt schließlich den früher von diesem eingenommenen Platz fast ganz ein. Die Wand cuticularisiert und zeigt also klar ihren Ursprung von Formen, bei welchen die Makrospore abgeworfen wurde.

Bei der Keimung der Makrospore, welche an Ort und Stelle geschieht, teilt sich der Nucleus wiederholt, und es entsteht ein vielkerniger protoplasmatischer Wandbelag. Auch darin teilen sich die Kerne noch weiter. IKENO sah nun, daß hier Wände auftreten und ein parietales Gewebe entsteht in derselben Weise, wie Fräulein STOKOLOWA (Naissance de l'endosperme dans le sac embryonnaire de quelques Gymnospermes, Moscou 1880) dies bei einigen Gymnospermen beschrieben hat.

Während der Bildung des Endosperms, welche in zentripetaler Richtung fortschreitet, wächst die Makrospore fortwährend. Die einwärts wachsenden Endospermzellen, welche also in die zentrale Vakuole hineinwachsen, sind an ihrer Innenseite, so wie bei den von Fräulein STOKOLOWA beschriebenen Gymnospermen, ganz nackt, und solange die Zelle wächst, liegt der Kern an der nach dem Zentrum des Embryosackes gewendeten Seite. Schon bevor diese Zellen im Zentrum des Embryosackes zusammenstoßen, fangen sie an sich transversal zu teilen, folgen also dem Modus von *Cephalotaxis Fortunei*. Das Endosperm füllt schließlich die Makro-

spore ganz aus, ja wenn Befruchtung ausbleibt, kann es, wie WARMING nachwies, sogar durch die Mikropyle hinauswachsen und ergrünen.

Die Entwickelung des Archegons wurde von IKENO sorgfältig an *Cycas revoluta* untersucht. Die Bestäubung (in Japan so gegen 1. Juli) findet statt, wenn die Archegonien noch nicht angelegt sind. Bald darauf aber werden in der Nähe der Mikropyle gelegene, meistens 3 (2 bis 8 oder mehrere kommen auch vor) periphere Zellen größer und nehmen weniger begierig Farbstoffe auf. Es sind diese die Archegonmutterzellen. Diese Periode, von IKENO die Keimungsperiode genannt, hält nur wenige Tage an. Die zweite Periode, die Wachstumsperiode IKENOS, folgt dieser direkt und nimmt 2—3 Monate in Anspruch. Das Archegon wird schaumig und wächst zu einer Länge von 4 mm heran, wird etwa 1 mm dick und füllt sich dann wieder mit dichtem Plasma.

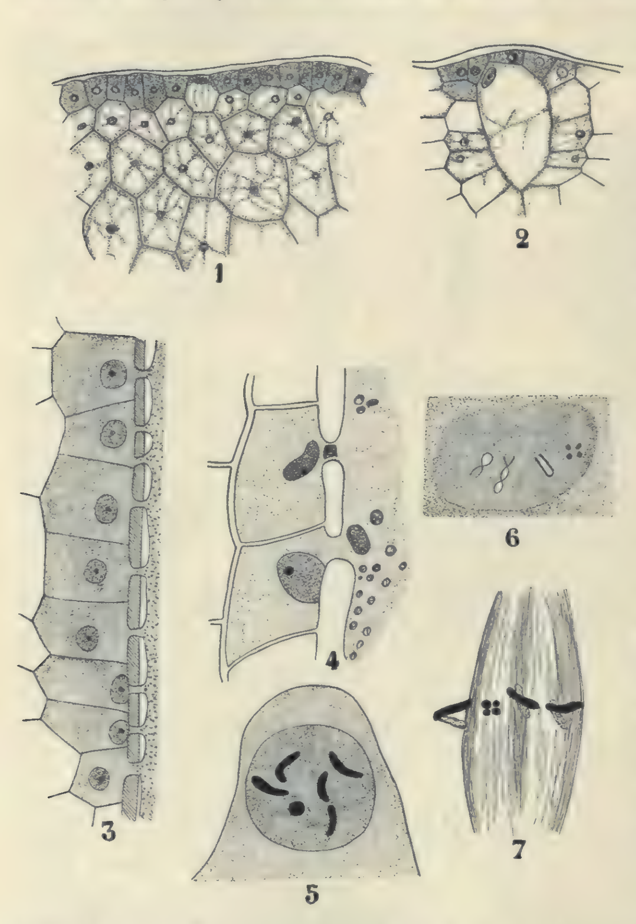


Fig. 521. Cycas revoluta. Entwickelung des Archegons, nach IKENO aus COULTER und CHAMBERLAIN. 1 Oberer Teil des Endosperms mit einer Archegoninitiale am Rande in der Mitte. 2 Junges Archegon mit Halszelle und Zentralzelle. 3 Teil der Wandzellen, welche die Zentralzelle umgeben, mit cytoplasmatischen Verbindungen. 4 Zwei Zellen der Wandschicht, den Uebertritt von Kernsubstanz in die Zentralzelle zeigend. 5—7 Nachfolgende Stadien in der Kernteilung beim Abschneiden der Bauchkanalzelle.

Mittels einer Transversalwand wird die Archegonmutterzelle in eine primäre Halszelle und in eine Zentralzelle zerlegt. Diese Halszelle teilt sich nochmals, wodurch 2 Halszellen entstehen. Die Endospermzellen um die Zentralzelle herum bilden eine Hülle um diese, treten mittels feiner Protoplasmafortsätze durch Löcherchen in den Wänden mit der Zentralzelle in Verbindung und führen dieser während der 3 Monate der Wachstumsperiode die nötige Nahrung zu. Zunächst sind die Kerne dieser Hüllzellen deutlich, später aber werden sie homogen, und schließlich tritt der ganze Inhalt der Hüllzellen inklusive deren Nuclei in die Zentralzelle durch die Wandporen hinein und wird von der Energide der Zentralzelle als Nahrung verbraucht. Die Zentralzelle saugt also in buchstäblichem Sinne

die anliegenden Endospermzellen aus. Der Kern der Zentralzelle wächst stark heran und erreicht am Ende der 3 Monate, also in Japan gegen Ende September, eine Größe von 75—120 μ.

Die dritte oder Reifungsperiode fängt Ende September an und dauert bloß kurze Zeit. Sie besteht im Abschnüren einer Bauchkanalzelle, wodurch die Zentralzelle in Bauchkanalzelle und Eizelle zerlegt wird. Nachdem die Archegonien gebildet sind, hört das Wachstum des Endosperms an jener Stelle auf, hält um dieselbe herum aber an. Infolgedessen entsteht am Scheitel des Endosperms eine Vertiefung, in welcher die Archegonien liegen, und die sich alsbald mit Flüssigkeit füllt. Darauf öffnen sich die Archegonien durch Verschleimung der Hals- und Bauchkanalzellen.

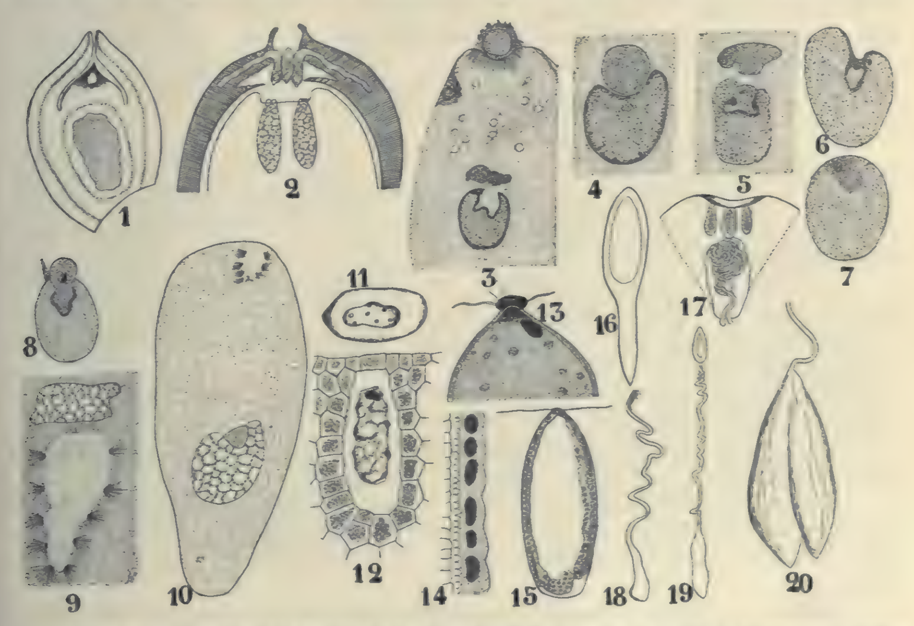


Fig. 522. 1 Stangeria paradoxa, Längsschnitt des Ovulums (Makrosporangiums), nach LANG, oben die Pollenkammer. 2 Zamia integrifolia, Längsschnitt des oberen Endes des Nucellus, die Pollenschläuche wachsen in das umringende Gewebe hinein, der Pollen selber hängt oberhalb der Archegonienkammer, nach WEBBER. 3—7 Befruchtung bei Cycas revoluta, nach IKENO, verschiedene Stadien der Verschmelzung von Ei- und Spermnucleus. 8 Der Spermakern, eben in den Eikern eindringend, ebenfalls bei Cycas revoluta, nach IKENO. 9—10 Zamia integrifolia, nach WEBBER. 9 Der Spermanucleus schlüpft aus dem Spermatozoon heraus. 10 Verschmelzung von Ei- und Spermakern. 11—20 Entwickelung des Embryos von Cycas circinalis, nach TREUB. 11 Ovulum, von oben betrachtet, viele Archegonien zeigend. 12 Längsschnitt eines Archegons. 13 Zygote mit mehreren freien Kernen. 14 Kerne des Proembryos in parietaler Anordnung. 15 Junger Proembryo. 16 Junger Embryo (unten) mit sackartigem Proembryo, zwischen beiden der Suspensor. 17 Längsschnitt eines Samens mit zwei Embryonen. 18, 19 Aeltere Embryonen mit Suspensor. 20 Reifer Embryo.

Die Befruchtung.

Wie wir sahen, kommt der Pollen in die Pollenkammer zu liegen und bildet einen nicht als Kopulationsorgan, sondern als Haustorium fungierenden Pollenschlauch, der lateral in das Nucellusgewebe eindringt. Das Gewebe zwischen dem dickwandigen kegelförmigen Scheitelstück des Nucellus, in welchem die Pollenkammer liegt, und der Wand des

Embryosackes ist gegen die Zeit der Befruchtung zart und desorganisiert. Die vom Haustorium abgekehrten Enden der männlichen x-Generationen durchbrechen nun die Basis der Pollenkammer, und diese je 2 Spermatozoen enthaltenden Enden hängen nun, wie die Figur zeigt, über der mit Flüssigkeit gefüllte Archegonkammer, in welche sie durch Zerreißen ihrer Spitze die Spermatozoen herunterfallen lassen. Diese schwimmen dort in großer Zahl umher, und bisweilen dringen 4 gleichzeitig in die Archegonien ein.

Wenn das Spermatozoon in das Ei eindringt, wirft es sein Cytoplasma und die Cilien ab, welche in der Eispitze liegen bleiben, und bloß der Spermanucleus begibt sich zu dem Einucleus, welcher letztere eine napfförmige Vertiefung zum Empfang des Spermanucleus gebildet hat, wonach die Verschmelzung stattfindet.

Die Embryoentwickelung.

In der Zygote teilt sich der Nucleus wiederholt, und das Plasma wird wandständig durch Vakuolenbildung gepaart mit Resorption von Plasma und von einer gewissen Zahl früher zentral gelegener Nuclei. Der Wand der Zygote entlang liegen die Nuclei in einer einzigen Schicht, außer an der Basis.

In dieser Stellung vermehren sie sich noch fortwährend, bis Zellwände sich zu bilden anfangen. Das Resultat ist ein sackförmiger, an der Basis etwas dickerer Proembryo mit einer ein- oder höchstens zweischichtigen Wand.

Das ist sowohl von Treub, wie von Ikeno gesehen worden; die weitere Entwickelung ist noch undeutlich.

Treub sah, daß die Spitze des Proembryos später solider, die Höhlung aber auch dann nicht ganz ausgefüllt wird.

Von der weiteren Entwickelung wissen wir nur, daß gewisse Zellen des Proembryos sich schlauchförmig verlängern, in das Endosperm eindringen und an ihrem Ende je einen Embryo bilden. Details sind unbekannt.

Meistens gehen diese Embryonen mit Ausnahme eines zugrunde. Der Embryo bildet bei den *Cycadeen* (sowie bei den *Ginkgoaceen, Taxaceen,* den meisten *Cupressineen* und *Gnetaceen*) 2 Kotyledonen, welche aber bei den *Cycadeen* sehr oft miteinander verwachsen.

Die reifen Samen sind steinfruchtartig, da die äußere Schicht des Integumentes bei *Cycas* rot und fleischig, die innere hart wird. Wir sahen schon, daß Miß Stopes aus dem Gefäßbündelverlauf im *Cycas*-Integument meint ableiten zu dürfen, daß dieses in der Tat doppelt ist und also aus einer Verwachsung des Integuments von *Lyginodendron* mit dessen Cupula entstanden sein kann, eine Meinung, welche von Wieland geteilt, von Scott aber, wie wir sahen, zurückgewiesen wird.

Im Integument lassen sich tatsächlich 3 Schichten unterscheiden, nämlich eine innere fleischige, eine mittlere steinartige, und eine äußere fleischige, aber man ist ziemlich allgemein der Meinung, daß die innere nucellären Ursprungs ist, so daß es sich nur fragt, ob die steinige und die fleischige Schicht als Differenzierungen innerhalb eines Integuments oder als das Resultat der Verschmelzung zweier Integumente aufzufassen sind.

Bei *Cycas circinalis* durchlaufen 6 oder mehrere mesarche kollaterale Bündel den Petiolus und die Rhachis des Makrosporophylls in einer

horizontalen Ebene. In der Nähe der Anheftungsstelle überwiegt das zentripetale Xylem stark, wird aber bis zur Hälfte oder bis weniger als die Hälfte des gesamten Xylems reduziert in der Nähe des Anheftungspunktes der unteren Makrosporangien.

Schon in bedeutender Entfernung unterhalb eines Makrosporangiums nimmt das äußere der in einer Horizontallinie verlaufenden Bündel zunächst Hufeisenform an und wird darauf konzentrisch, wenn es sich auswärts nach der Basis des Makrosporangiums hin umbiegt. Nachdem dieses konzentrische Bündel in das Makrosporangium eingetreten ist, teilt es sich in 2 und schließlich in 4 oder mehrere Zweige, welche auf dem Querschnitt im Kreise stehen. Darauf begibt sich einer von ihnen

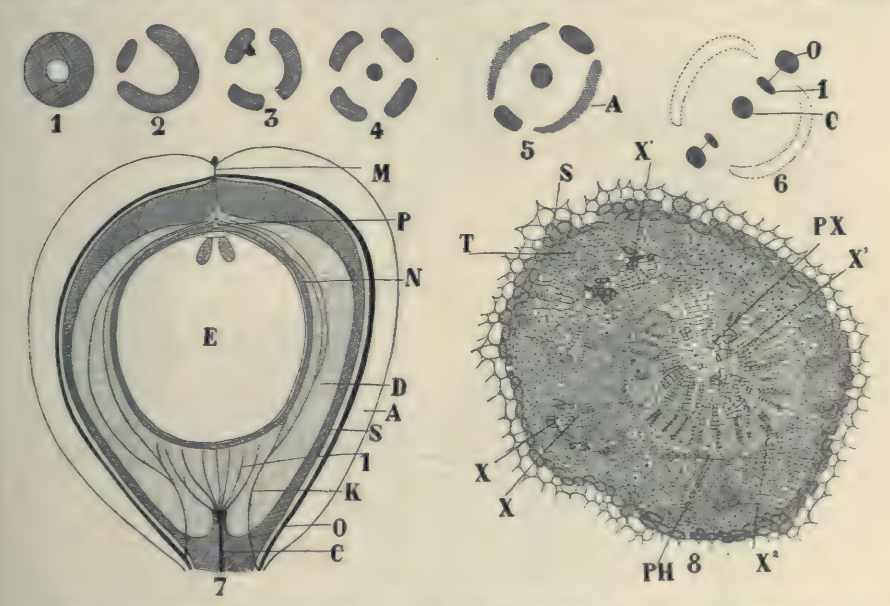


Fig. 523. Cycas circinalis, nach MARIE C. STOPES. 1—6 Diagrammatische seriale Querschnitte bilateraler Blattbündel, welche von den Bündeln der Lamina des Sporophylls in den Samen eintreten. A in Fig. 5 verschwindende Bündel, wodurch die bilaterale Symmetrie entsteht, C zentrales konzentrisches Bündel, welches in die Chalaza eintritt, I Bündel, welches in die innere fleischige Schicht eintritt. O Bündel, welches in die äußere fleischige Schicht eintritt. 7 Diagrammatischer Längsschnitt durch ein fast reifes Ovulum. A Aeußere fleischige Schicht, S mittlere Steinschicht, D innere fleischige Schicht der Samenschale, N Nucellus, E Prothallus mit Archegonien, P Pollenkörner. C, I, K, O Bündelsystem der Samenwand, von welchem das zentrale Bündel (C) sich in das basale System I spaltet, und welches das Analogon der Bündelversehung bei Bennettites ist. O Bündel der äußeren fleischigen Schicht, welches einen Zweig K in das innere Fleisch einsendet. 8 Querschnitt. Kompliziertes konzentrisches Bündel im Augenblick des Eintritts in das Makrosporangium. X^1 Zentripetales Xylem, X^2 Zentrifugales Xylem, PX Protoxylem, T Transfusionsgewebe, PH Phloem, S Endodermis.

nach dem Zentrum zur Bildung des eigentlichen Ovulumgefäßbündelsystems, während die übrigen ihre Kreisstellung beibehalten.

Wenn dieses zentrale Bündel sich anschickt in das Ovulum einzutreten, nimmt es wieder eine typisch mesarche konzentrische Struktur an, bevor es sich unterhalb der Basis des Ovulums zu spalten beginnt. Von den peripheren Bündeln bilden die beiden, welche in der dem Sporophyll und Ovulum gemeinsamen Ebene verlaufen, die Zweige,

welche in den inneren und äußeren fleischigen Schichten des Integuments verlaufen, während die zwei in der zu dieser senkrecht stehenden Ebene verlaufenden nicht weiter als bis zur Basis des Samens gehen.

Wir sehen also, daß hier eine bilaterale Symmetrie auftritt, während die Ovula aller kegeltragenden *Cycadeen* radiär symmetrisch sind. In dieser Hinsicht stimmen letztere also mit *Lagenostoma* überein.

Wir sahen schon, daß das große Bündel, welches in das Makrosporangium von *Cycas* eintritt, konzentrisch ist. Die Figur von *Cycas* (Fig. 523, 8) möge dies zeigen, zugleich mit den akzessorischen Bündeln mit ihrem stark entwickelten Transfusionsgewebe. Wie man sieht, ist das Ganze von einer deutlichen, mit Stärke gefüllten Endodermis umgeben. Die mesarche Struktur ist auch deutlich sichtbar.

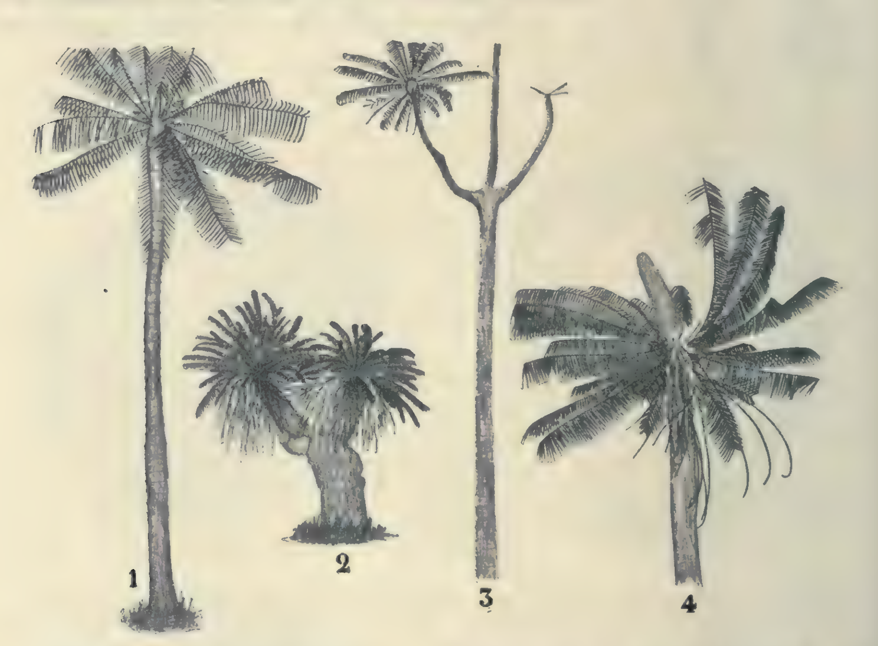


Fig. 524. Microcycas calocoma, nach CALDWELL. 1 Habitus der Pflanze, wenn sie in schattigen Wäldern wächst. 2 Ein verzweigtes isoliertes Exemplar aus einer Savanne. 3 Ein verzweigtes Exemplar aus dem Walde. 4 Eine in einer Ravine wachsende Pflanze mit Makrostrobilus.

Betrachten wir jetzt die Gruppe der

Zamiaceae

und fangen wir dabei an mit der Art, welche die primitivste x-Generation besitzt, mit

Microcycas calocoma.

Diese Art wurde ursprünglich nach unvollständigem Materiale von MIQUEL als *Zamia calocoma* beschrieben, und dieser schuf für sie, nach der habituellen Aehnlichkeit mit *Cycas revoluta*, ein Subgenus: *Microcycas*, welches später von DE CANDOLLE zum generischen Rang erhoben wurde. Aber noch immer blieb das Material und damit unsere Kenntnis

der Art sehr unvollständig, bis es CALDWELL gelang, die Pflanze in den Bergen Cubas wiederzufinden, wo sie in kleinen und weit voneinander entfernten Beständen vorkommt.

Die Pflanzen sind baumförmig und können im Maximum 10 m Höhe und 60 cm Durchmesser erreichen, Maße, welche von keiner rezenten *Cycadee* erreicht werden.

Anfänglich ist der Stamm tief im Boden vergraben, so daß nur die Laubkrone hervorragt, aber diese geophile Lebensweise wird bald infolge



Fig. 525. Microcycas calocoma, nach CALDWELL. 1, 2, 3 Junge Pflanzen, 1 und 2 aus dem Boden ausgegraben, 3 der gewöhnliche Habitus einer jungen Pflanze an exponierten Stellen.

von Stammbildung verlassen, und der Stamm kann einfach oder verzweigt sein. Die Blätter gleichen denen von *Cycas* und werden mehr als 1 m lang. Mikro- und Makrosporophylle stehen in Strobilis auf verschiedenen Pflanzen. Die weiblichen Pflanzen tragen nur einen Strobilus zu gleicher Zeit, der scheinbar terminal, in der Tat aber neben dem Vegetationspunkt, also lateral steht. Der Makrostrobilus ist der größte aller bekannten *Cycadeen*, er wird 94 cm lang und 9,5 kg schwer.

Der Mikrostrobilus ist in derselben Weise wie der Makrostrobilus inseriert, wird aber nur 25—30 cm lang und erreicht 5—8 cm Durchmesser, er hängt im Alter über und streckt seine Achse, wodurch die Mikrosporophylle voneinander entfernt werden und Ausstreuung des Pollens ermöglicht wird.

Die Makrosporophylle gleichen am meisten denen von *Zamia*, die Mikrosporophylle sind an ihrer abaxialen Seite über $^2/_3$ ihrer Länge dicht mit Sporangien, welche keine bestimmte Anordnung zeigen, bedeckt.

In das Makrosporophyll treten unverzweigte Gefäßbündel ein, welche im schildförmigen, die beiden Ovula tragenden Teile anastomosieren und dann 5—8 Zweige in jedes Ovulum entsenden.

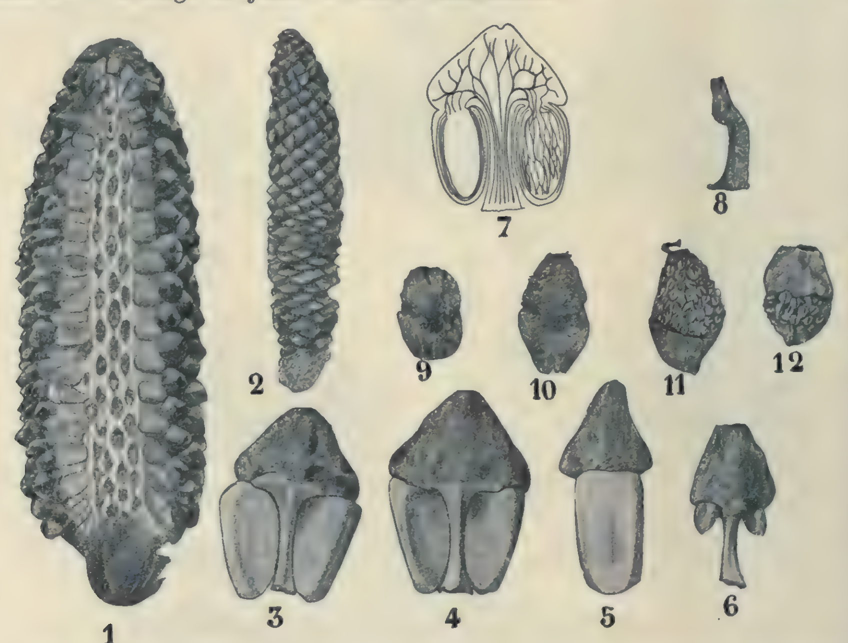


Fig. 526. Microcycas calocoma, nach CALDWELL und BAKER. 1 Strobilus mit Makrosporophyllen, letztere teilweise weggeschnitten, um die Achse zu zeigen. 2 Ein alter Mikrostrobilus. 3—5 Makrosporophylle, von links nach rechts die abaxiale, die adaxiale und die laterale Ansicht zeigend. 6 Makrosporophyll mit abortierten Ovulis. 7 Diagramm eines Makrosporophylls mit Gefäßbündelverlauf. 8 Mikrosporophyll in lateraler Ansicht. 9, 10 Mikrosporophylle, welche die adaxiale, 11, 12 solche, welche die abaxiale Oberfläche zeigen.

Sofort nach ihrem Eintritt in das Ovulum gabelt sich jeder Zweig, und einer dieser Gabelzweige verläuft unverzweigt durch die fleischige Schicht des Integumentes, der andere, wiederholt verzweigt, durch die harte Schicht.

Am interessantesten ist *Microcycas* durch seine x-Generation. Die jüngsten Stadien der Pollenkeimung wurden nicht gefunden, jedoch wurde eine Prothalliumzelle beobachtet, welche in die sterile generative Zelle vorgestülpt war, so daß die Teilung der Makrospore wie bei *Zamia* und nicht wie bei *Cycas* verlaufen muß. Die fertile generative Zelle teilt sich aber bei *Microcycas* in nicht weniger als 8 Spermatozoenmutterzellen, welche je 2 Spermatozoen bilden. Es werden also 16

Spermatozoen pro Mikrospore gebildet, ja bisweilen infolge des Vorhandenseins von 9—10 Spermatozoenmutterzellen 18—20.

Auch die weibliche x-Generation ist primitiver als bei anderen *Cycadeen*, sie kann bis 200 (!) Archegonien bilden, diese können auf jedem Punkte der Oberfläche, ja sogar tief im Innern des Prothalliums, welches sich auch hier in zentripetaler Richtung entwickelt, stehen. Jeder Same bildet eine Anzahl von Embryonen, die Kotyledonenzahl beträgt 3—6.

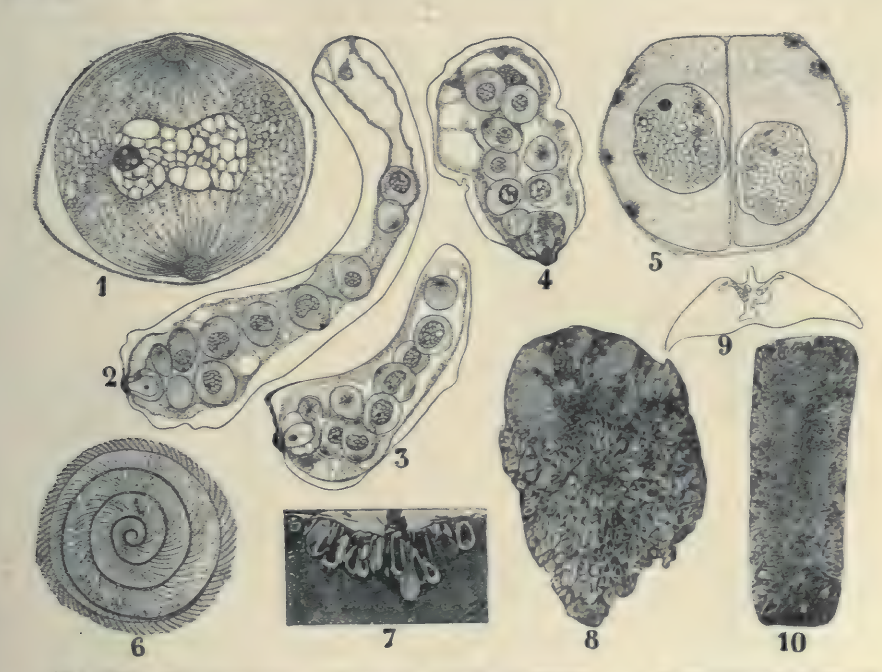


Fig. 527. Microcycas calocoma, nach CALDWELL. 1 Spermatozoenmutterzelle mit 2 Blepharoplasten. 2—4 Pollenschläuche mit 8 Spermatozoenmutterzellen. 3 Ein solcher mit 9 Spermatozoenmutterzellen. 5 Eine Spermatozoenmutterzelle in 2 Spermatozoen geteilt. 6 Spermatozoon, von oben gesehen. 7 Spitze eines weiblichen Prothalliums. Querschnitt eines solchen, etwa 3 cm von dem Mikropylarende, die vielen Archegonien zeigend. 9 Diagramm des Nucellus, welches zeigt, wie die Haustorialzweige des Pollens von der Pollenkammer aus nach außen und oben in das Nucellargewebe hineinwachsen. 10 Längsschnitt eines weiblichen Prothalliums, fast über die ganze Fläche Archegonien zeigend.

Ist also *Microcycas* in bezug auf ihre x-Generation die primitivste rezente *Cycadee*, so ist dies

Stangeria paradoxa

in bezug auf ihre Nervatur. Folgende Nervaturen werden bei den *Cycadeen* gefunden:

1) Mittelrippe ohne lateralen Nerven . . . . *Cycas*
2) Mittelrippe mit zahlreichen einfachen und ein- oder zweimal sich gabelnden, bisweilen anastomosierenden Seitennerven . . . . *Stangeria*
3) Zahlreiche parallel gekrümmte und ein- bis dreimal gegabelte Nerven . . . . *Bennettites*

Unter den fossilen Arten kommen aber auch noch andere Nervaturen vor, so ist *Dictyozamites* dictyopterid, d. h. netzaderig ohne Mittelrippe, *Otozamites* odontopterid.

Stangeria paradoxa wächst in Port Natal, sie besitzt einen kurzen Stamm, der bald seinen Panzer verliert. Die Blätter sind unpaarig gefiedert, zwei- bis sechsjochig und durch den Mittelnerven und die dichotomen Seitennerven sofort von allen anderen *Cycadeen* zu unterscheiden. Die Blätter werden, wie ein Exemplar in Kew zeigt, mehr als 1 m lang, und die ganze Pflanze hat etwas auffallend Farnähnliches, ist denn auch früher in sterilem Zustande als eine *Lomaria* beschrieben worden. Die männlichen Pflanzen tragen zahlreiche Mikrostrobili, welche, da der Stamm fast ganz unterirdisch ist, anscheinend aus dem Boden hervorsprossen.

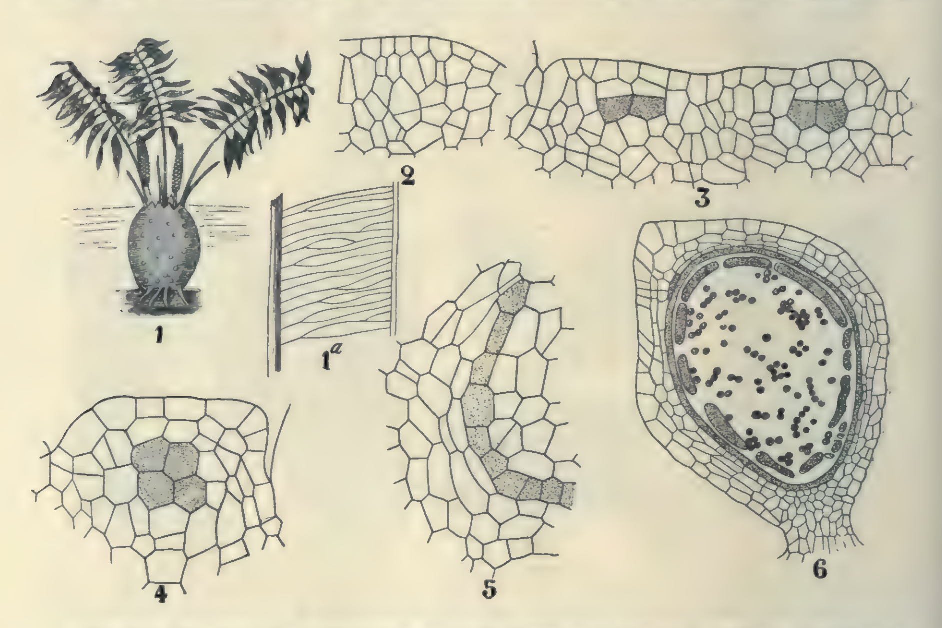


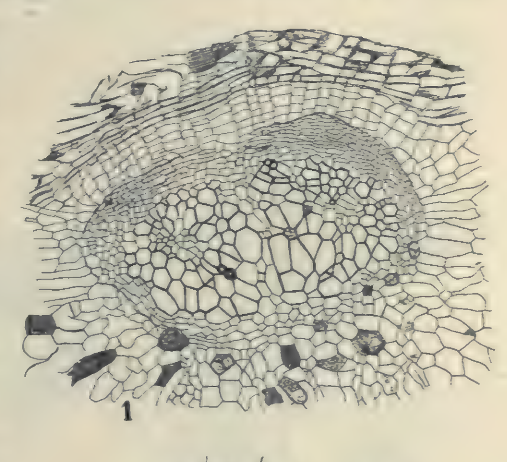
Fig. 528. Stangeria paradoxa, nach Warming und Lang. 1 Habitus. 1a Nervatur. 2—6 Entwickelung der Mikrosporangien.

In bezug auf die Entwickelung ihrer Geschlechtsorgane ist *Stangeria* eine typische *Cycadee*; da wir die Entwickelung der Mikrosporangien bei den *Cycadeen* noch nicht besprochen haben, wollen wir das hier an der Hand Langs tun.

Die erste Andeutung der Bildung eines Mikrosporangiums ist die Bildung einer vierzelligen hypodermalen Archesporplatte. Jede dieser Zellen teilt sich mittels einer periklinen Wand in eine flache äußere und eine größere innere Zelle. Von diesen ist die äußere steril und bildet durch wiederholte perikline Teilungen die 2—3 subepidermalen Schichten der Sporangiumwand. Die inneren Zellen bilden durch Teilung eine große Zahl sporogener Zellen, welche ihr eigenes Tapetum abschneiden. Das Tapetum und die beiden inneren Wandzellschichten desorganisieren und dienen zur Ernährung der Sporen. Nachdem das Tapetum gebildet worden ist, wird der Rest der sporogenen Zellen zu Sporenmutterzellen, welche sich loslösen und nach einer Ruheperiode die Tetradenteilung

vornehmen. LANG resümiert seine Arbeit über *Stangeria* in folgender Weise:

1) Jedes Makrosporophyll entwickelt zwei Ovula an der Unterseite des schildförmigen Teiles des Sporophylls.
2) Die Entwickelung des Ovulums findet wie bei *Ceratozamia* statt, nur wird die Makrosporenmutterzelle bedeutend größer, bevor sie die Dreiteilung vornimmt.
3) Wenn Bestäubung eintritt, ist das Prothallium fertig; die Archegonien sind es aber noch nicht. Die Pollenkammer ist ganz fertig, aber Resorption des Nucellusgewebes zwischen Pollenkammer und Makrospore hat noch nicht stattgefunden.
4) Die Pollenschläuche dringen, wie bei *Cycas* und *Zamia*, in den Nucellus ein und bilden in ihrem freien Ende zwei Spermatozoen großen Umfangs mit vielen Cilien an einem 5mal gedrehten spiraligen Blepharoplasten.
5) Die Embryonen, welche, so wie bei *Cycas*, je für sich am Ende eines langen Suspensors liegen, geraten in eine gemeinsame durch Absorption von Prothalliumgewebe gebildete Höhlung, schließlich bildet sich nur ein Embryo.
6) Der Embryo befreit sich vom Prothallium, bevor die Kotyledonen entstehen; kleine accessorische Embryonen können von den Suspensoren gebildet werden.



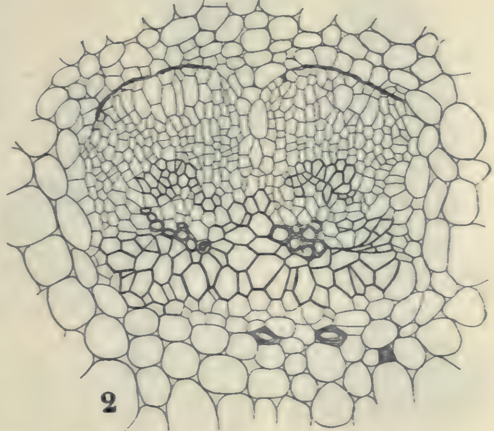


Fig. 529. Querschnitte durch die doppelten Blattspuren: 1 von Lyginodendron Oldhamium, 2 von Stangeria paradoxa, nach SCOTT.

Auffallend ist die Uebereinstimmung in der Struktur zwischen den Blattbündeln von *Stangeria* und der von *Lyginodendron*, wie die Figuren wohl zur Genüge zeigen.

War also *Microcycas* die primitivste *Zamiacee* in bezug auf die Struktur ihrer x-Generation, so ist dies zweifellos *Stangeria* in bezug auf ihre Blattstruktur und, wie wir schon sahen, *Dioon* in bezug auf seinen Makrostrobilus, welcher zwischen dem Makrosporophyllkreis von *Cycas* und dem Kegel der *Zamiaceen* die Mitte hält.

Von den übrigen Gattungen bleibt eigentlich nur *Zamia* zu besprechen, denn es genügt, von *Bowenia* zu sagen, daß dies die einzige Gattung mit doppelt gefiederten Blättern ist.

Zamia

ist ein verhältnismäßig großes, kegelbildendes Genus, welches etwa 30, in den wärmeren Teilen Amerikas einheimische Arten umfaßt.

Makro- und Mikrosporophylle stehen in Strobilis, die Makrosporophylle tragen die Makrosporangien wie bei *Microcycas*, und auch die Mikrosporophylle besitzen einen sterilen Stiel und tragen die Sporangien an der Unterseite des schildförmigen Teiles[1]).

Die Stammstruktur haben wir schon besprochen. In bezug auf die in den Samen eintretenden Bündel ist *Zamia* eine der am meisten reduzierten Formen.



Fig. 530. Zamia floridana, nach WIELAND. Gezeichnet am 15. November, volle 6 Monate vor Eintritt der Befruchtung. 1 Habitus, rechts unten die Narbe eines alten Zweiges, der neue, jetzt fruktifizierende Sproß hat eine sich nach links umbiegende Pfahlwurzel gebildet. 2 Der Makrostrobilus dieses Exemplars. 3 Querschnitt eines anderen Makrostrobilus. 4 Makrosporophyll. 5 Blattfieder mit dichotomer Nervatur.

Ein einziges Bündel läuft vom Sporophyll nach dem Ovulum und teilt sich unter der Basis des Samens in einen kleineren Zweig, der nach der äußeren Ecke des schildförmigen Endes des Sporophylls verläuft, und in einen größeren, halbmondförmigen, kollateralen oder konzentrischen Zweig, der in das Ovulum eintritt und sich später in im Kreise angeordnete Bündel teilt, welche sich nachträglich so spalten, daß zwei Kreise entstehen, welche die innere und äußere fleischige

1) Für die Entwickelung vergl. Frances Grace Smith: Morphology of the trunk and development of the Microsporangium of Cycads in Bot. Gaz., Vol. XLIII, 1907, p. 187 ff.

Schicht versehen. Durch weitere Reduktion kann hieraus das einzige Bündel abgeleitet werden, welches bei *Benettites* in das Ovulum eintritt.

Ich will hier, so ziemlich mit den eigenen Worten WIELANDS, dasjenige anschließen, was er über die

Struktur und Bedeutung der Strobilusachse

sagt. Die Achse des Strobilus ist ursprünglich eine terminale auswachsende Hauptachse des vegetativen Stammes, bleibend im Makrostrobilus von *Cycas*, vorübergehend bei allen anderen *Cycadeen*.

Während bei den *Cycadeen* die Sporophyllbündel einen direkten und einfachen Verlauf durch die Rinde der Kegel aufweisen, hat das Studium der Anatomie gelehrt, daß die zylindrisch angeordneten Bündel

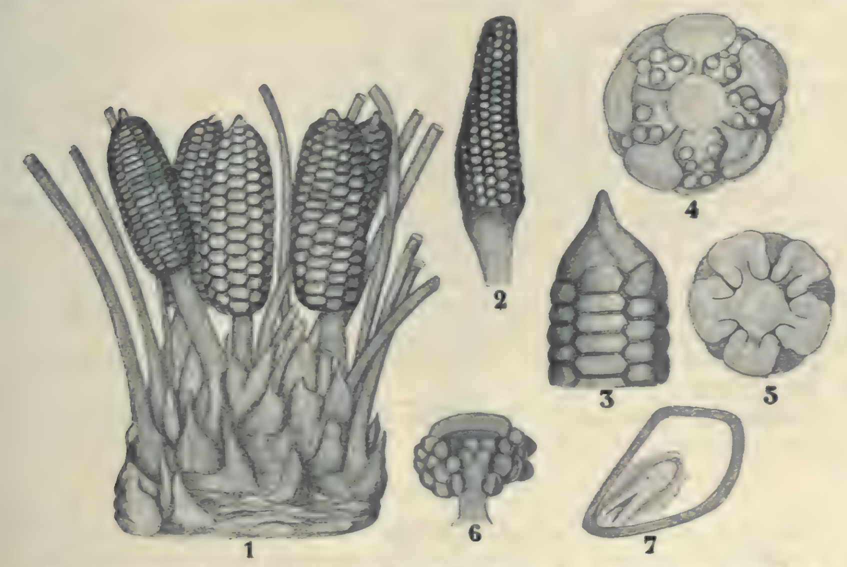


Fig. 531. Zamia floridana, nach WIELAND. ♂. 1 Schwach dichotomer Stamm im November mit drei Mikrostrobilis auf dem linken und zwei auf dem rechten Zweig. 2 Mikrostrobilus. 3 Spitze eines solchen. 4 Querschnitt desselben. 6 Mikrosporophyll. 5 Querschnitt eines jungen Makrostrobilus. 7 Samen mit Embryo.

des Kegelstieles und der niedrigsten Teile der Strobilusachse bei gewissen Formen eine mesarche kollaterale Struktur aufweisen, welche der der Blattbündel verglichen werden kann und auf eine Verwandtschaft mit alten Formen, wie *Lyginodendron*, hindeutet, wie SCOTT nachwies.

Der erste aber, der zu dieser Auffassung gelangte, war SOLMS-LAUBACH infolge seines Studiums des Gefäßbündelverlaufes in den Strobilis. Vom plötzlichen Uebergang der komplizierten Struktur des vegetativen Stammes zu der einfachen und primitiven des Kegelstieles und der Strobilusachse redend, sagt SOLMS (S. 213):

„Sehr merkwürdig aber ist die Art und Weise, wie an einem und demselben Sproß unter plötzlicher Verjüngung des Pleromkörpers der komplizierte vegetative Spurverlauf ganz unvermittelt in den einfachen der Blüte überspringt. Daß dieser letztere eine Reliquie uralter Organisation, daß er den gemeinsamen Vorfahren der *Cycadeen* und *Bennettiteen* allgemein eigen gewesen sein wird, daß der vegetative Spurverlauf, wie

er jetzt bei letzterer Gruppe vorliegt, eine im Laufe der Zeit erworbene Eigenschaft darstellt, die den Gang der Entwickelung in der Richtung vom Einfachen zum Komplizierten uns vor Augen führt, scheint mir eine sehr naheliegende Annahme zu sein.“

So wie in der monostelen vegetativen Achse aber, ist ausschließlich zentrifugales Holz in der Strobilusachse der bei weitem meisten *Cycadeen* vorhanden.

Im Mikrostrobilus von *Stangeria* aber ist der Rest zentripetalen Holzes am deutlichsten. Es erscheint zuerst ein wenig oberhalb der Basis des Blütenstieles, ist deutlicher im mittleren Teile und verschwindet ganz unterhalb der Spitze des Strobilus. Auch *Bowenia* (♂ und ♀), *Ceratozamia* (♂) und gewisse *Zamia*-Arten zeigen noch Reste zentripetalen Holzes. Auch in dieser Hinsicht ist also *Stangeria* am primitivsten.

Wir sahen schon, daß mesarche Blattbündelstruktur im Stiel der *Cycas*-Makrosporophylle sehr entwickelt ist. Das gelegentliche und inkonstante Vorkommen konzentrischer Bündel, welche in den unteren Teilen der Rinde des Mikrosporophyllstieles von *Stangeria* endigen und auch bei anderen Gattungen vorkommen, ist wichtig. Daß eine konzentrische Struktur erhalten bleibt in einem nackten Blütenstiel, der keine Blattorgane mehr trägt und auch charakteristisch ist für die Gefäßbündel, welche in die Sporophylle und Ovula eintreten, ist eine Korrelation, welche auf einen Stamm mit ursprünglich konzentrischen statt kollateralen Rindenbündeln hinweist.

Wir kommen also mit Scott zum Resultat, daß der *Cycas*-Strobilus aus einem monostelen Stamme mit mesarcher Stele und konzentrischen farnähnlichen Rindenbündeln entstanden ist.

Der Anschluß liegt also wohl näher bei den *Lyginodendreae* als bei den *Medulloseen*.

Wenden wir uns jetzt der zweiten Gruppe der *Cycadophyten*, der der ganz ausgestorbenen

Benettiteen

zu. Es sind dies *Cycadophyten*, welche in ihren Fruktifikationen sehr stark von den *Cycadeen* abweichen, welche in mesozoischen Zeiten lebten, und deren fossile Reste von der Trias bis in die ältere Kreide sehr häufig sind und zumal im Jura auf dem Höhepunkt ihrer Entwickelung standen.

In Abdrücken sind ihre Blätter recht häufig und je nach ihrer Form und Nervatur als *Dionites, Zamites, Cycadites* beschrieben worden. Andere hingegen, z. B. *Otozamites*, zeigen eine von rezenten *Cycadeen* abweichende Form und beweisen also schon, daß es unter den *Bennettiteen* viel mehr verschiedene Formen gab als unter den rezenten *Cycadeen*.

Mit diesen Blättern zusammen werden Stämme gefunden, deren Aeußeres sehr an das von *Cycadeen* erinnert, und so ist es wohl nicht zu bezweifeln, daß die rezenten *Cycadeen* nur Reste einer ehemaligen, viel größeren und formenreichen Gruppe sind, welche wir schon *Cycadophyten* genannt haben.

In gewissen Fällen sind auch Früchte in Verbindung mit oder neben Stamm- und Blattresten gefunden, und es gelang Williamson schon vor vielen Jahren, unter dem Namen *Zamia gigas* eine Rekonstruktion von einer dieser Pflanzen zu geben, welche der Hauptsache nach korrekt war.

Diese Pflanze ist später von Carruthers *Williamsonia gigas* genannt worden.

Wir wissen jetzt, daß die *Benettiteae* Cycadophyten waren mit zum

Teil viel primitiveren und zum Teil viel höheren Merkmalen als die der jetzigen *Cycadeen*.

Die primitiveren sind:

1) der direkte Verlauf der Blattbündel von der Stele durch die Rinde hindurch nach der Blattbasis; während diese, wie wir sahen, bei *Cycas* z. B. den halben Rindenumfang durchlaufen, bevor sie zu zweien, je eine von entgegengesetzter Richtung kommend, in die Blattbasis eintreten;
2) das Vorkommen eines an Farnspreuschuppen erinnernden Ramentums auf den Stämmen;
3) die Laubblatt-ähnlichen Mikrosporophylle.



Fig. 532. Williamsonia gigas. WILLIAMSONs ursprüngliche Rekonstruktion der Pflanze, den aufrechten Stamm mit rhombischen Blattnarben, die Krone von Zamia-artigen Blättern und die schuppige, kugelige Fruktifikation zeigend.

Die höheren sind:

1) die sehr eigentümlichen, in gewissem Sinne zu Angiospermie neigenden, von den der rezenten *Cycadeen* stark abweichenden Strobili;
2) der dikotyle Embryo, der sich ohne langen Embryoträger entwickelt und stark an den einer dikotylen *Angiosperme* erinnert.

Ueber die Struktur des Stammes und der Makrostrobili haben uns Carruthers, Solms-Laubach und Lignier viel gelehrt, ja wir können ruhig sagen, daß sie uns diese der Hauptsache nach klargelegt haben. Sie wußten aber nicht, wie die Makrostrobili am Stamme befestigt gewesen waren, und kannten die Mikrostrobili nicht, trotzdem Solms die Mikrosporen schon gefunden und auch wohl männliche Infloreszenzen gehabt hat, welche aber zu schlecht erhalten waren, um mit Sicherheit daraus etwas ableiten zu können.

Die Entdeckung der Mikrostrobili, das Auffinden von Strobilis mit Makro- **und** Mikrosporophyllen, die Entdeckung von Blättern in organischer Verbindung mit dem Stamme und die ihrer Struktur, sowie die Eruierung vieler Details, welche das in den grundlegenden Werken Carruthers', Solms' und Ligniers Gesagte vervollständigten, verdanken

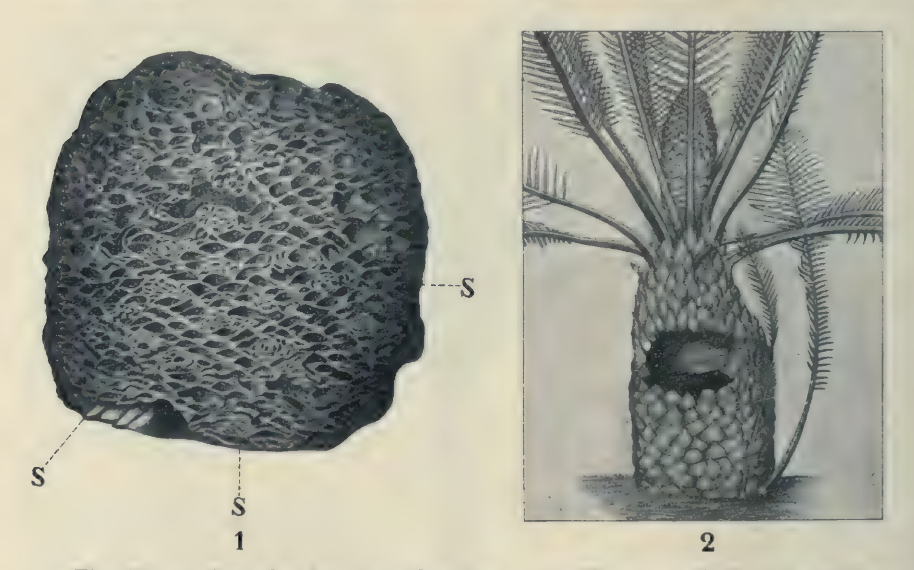


Fig. 533. 1 Cycadoidea marylandica, nach Wieland. S Strobili, im Panzer des Stammes versenkt. 2 Dioon edule, nach Wieland. Niedriger säulenartiger und schwer gepanzerter Typus eines Cycadeen-Stammes mit zottigen Blattbasen und Adventivwedeln an der Basis. Männliches Exemplar.

wir Wieland, dem ein enorm reiches und gut erhaltenes verkieseltes oder „vereisentes“ amerikanisches Material zur Verfügung stand.

Ich werde mich also im folgenden ganz vorwiegend an Wielands Werk halten, das im August 1906 unter dem Titel: American fossil Cycads in einem Quartband von 256 Seiten mit 138 Textfiguren und 50 Tafeln von der Carnegie-Institution in Washington ausgegeben worden ist.

Die strukturzeigenden Reste der *Bennettiteae* werden meistens in der Form unverzweigter, selten verzweigter, verkieselter Stämme gefunden, welche auch, nachdem sie durch Erosion aus dem Gestein befreit worden sind, eine sehr große Dauerhaftigkeit besitzen. So wurde z. B. der verkieselte Stamm von *Cycadoidea etrusca* von den Etruskern vor mehr als 4000 Jahren als Schmuck auf ein Grab in der Necropolis zu Marzabotto gestellt und 1892 von Capellini und Solms-Laubach (Mem. d. R. Acad. delle Sc. dell'Ist. di Bologna, Series V, Vol. II, 1892, p. 161—215, Pl. I—V) untersucht und beschrieben.

Während über die ganze Welt in allen pflanzenführenden Schichten des älteren Jura und der unteren Kreide die Blätter *Cycadeen*-artiger Gewächse häufig sind, sind ihre verkieselten Stämme nur noch an einzelnen Stellen gefunden worden, was wohl darauf hindeutet, daß gute Verkieselungsbedingungen verhältnismäßig selten sind.

Man kennt sie jetzt kaum außer in Westeuropa und in den südlicheren Teilen Nordamerikas; sie können aber selbstverständlich noch überall sonst gefunden worden. In Amerika kennen wir sie aus Maryland, Prince Edward Island, Südkansas, Colorado, aus den Black Hills von Süddakota und Wyoming, aus Zentralwyoming und aus Kalifornien, und in Europa aus Italien, Galizien, Frankreich, England, Deutschland, Belgien, Polen und Rußland, während auch einige aus Britisch-Indien bekannt geworden sind.



Fig. 534. 1 Cycadoidea superba (Typus), von der Seite gesehen, nach WIELAND. 2 Cycas revoluta, nach WIELAND. Die „Shishi“ oder Löwenkopf genannte Varietät, mit ähnlicher Verzweigung des Stammes wie die von Cycadoidea superba, welche ganz gut als eine Rekonstruktion derselben betrachtet werden kann [1]).

Den gewöhnlichsten Erhaltungszustand eines solchen verkieselten Stammes zeigt nebenstehende Figur 533, 1 von *Cycadoidea marylandica*, welche 1860 zwischen Baltimore und Washington gefunden wurde und den ältesten amerikanischen Fund darstellt.

Hingegen waren andere Stämme verzweigt, und zwar in derselben Weise, wie dies jetzt noch bei gewissen japanischen Kulturvarietäten von *Cycas revoluta* (Fig. 534, 2) der Fall ist.

Die Verzweigung der ausgestorbenen *Cycadophyta* war offenbar vielfach eine stärkere als die unserer rezenten *Cycadeen*, wie z. B. *Anomozamites minor* NATHORST (Fig. 535) zeigt, welcher aber ebenfalls, wenn auch in unvollkommenem Grade, von gewissen japanischen Kulturvarietäten der *Cycas revoluta* nachgeahmt wird.

1) In der Figur 2 hat der Zeichner die Blattnarben auf dem Stamme denen von Cycadoidea zu ähnlich gemacht, so daß die Uebereinstimmung in den Figuren eine größere ist, als in der Wirklichkeit.

Bei den verzweigten Stämmen ist der Hauptstamm oft in der Form eines am Scheitel ausgehöhlten Zylinders erhalten geblieben, welche Form die englischen Steinhauer Crownest, Krähennest, nennen. Diese Form ist ein sicheres Zeichen angefangener Verwesung, und so ist es sehr gut möglich, daß die verzweigten *Bennettiteae* durch Verwesung des Hauptstammes ihre Zweige frei machten und sich so auf ungeschlechtlichem Wege vermehrten.

Es war gewiß keine leichte Aufgabe, die wichtigen Teile dieser großen, oft bis 750 kg wiegenden verkieselten Stämme zu untersuchen. Es handelte sich natürlich zunächst um die Strobili, welche bei diesen Stämmen über die Oberfläche zerstreut zwischen die den Stammpanzer bildenden Blattbasen eingesenkt waren.

Um diese Schwierigkeit zu überwinden, verwendete Wieland stählerne oder eiserne hohle Zylinderbohrer von demselben Typus wie die für geologische Tiefbohrungen gebrauchten, welche, so gestellt, daß sie eine Blüte in sich aufnahmen, mittels komprimierter Luft getrieben, um die Blüte herum eine tiefe zylindrische Grube bohrten, wonach die Blüte an der Basis abgebrochen wurde und in Dünnschliffe zerlegt werden konnte. Dadurch erzielte er den Vorteil, daß von einem Stamme mehrere Blüten untersucht werden konnten, ohne den Stamm, der recht gut ein Original sein kann, zu beschädigen.



Fig. 535. Nach Nathorst und Wieland. 1 Anomozamites minor Nathorst, aus der Trias des südlichen Schweden, mit mehreren ovulaten Strobilis des Williamsonia-Typus in den Gabelungen des vielfach verzweigten Stammes. 2 Cycas revoluta, die „Hoso“ genannte Varietät.

Es stellte sich dabei heraus, daß alle Blätter eines Stammes, von Entwickelungshemmungen abgesehen, sich im gleichen Entwickelungsstadium befanden, was für Wielands Meinung spricht, daß diese Stämme, wie die vieler Palmen, nach einmaliger Blüte zugrunde gingen.

In vegetativer Hinsicht sind die *Bennettiteae* charakterisiert durch den Besitz eines reichlichen Ramentums, das dem der Farne viel ähnlicher sieht als dem rezenter *Cycadeen*, wenn auch bei einigen von letzteren noch Haarbildung auf dem Stamme vorkommt. Zumal um die

jungen Blätter herum war es stark entwickelt (Fig. 557, 1), so daß die Stammspitze äußerlich der des Old man cactus ähnlich gesehen haben mag.

Ramentum ist auch bei vielen rezenten *Cycadeen* vorhanden und fehlt gewissen *Bennettiteen*, so daß in dieser Hinsicht kein fundamentaler Unterschied zwischen *Cycadeen* und *Bennettiteen* besteht, wir es hier vielmehr mit einer Reduktionserscheinung zu tun haben, welcher sowohl die *Cycadeen* wie die *Bennettiteen*, seit sie aus dem ihnen gemeinsamen Farnstamm hervorgingen, unterworfen gewesen sind.



Fig. 536. Cycadoidea dacotensis. Seitenansicht eines Stammes, aus welchem eine Anzahl von Strobili herausgebohrt worden sind.

Da die Blätter an sterilen *Bennettites*-Stämmen in sehr regelmäßigen dichten Spiralen stehen, so ist es wohl selbstverständlich, daß die Form der angrenzenden Blattstiele durch den Druck der sich entwickelnden Strobili verändert und daß die Regelmäßigkeit der Spirale stark gestört wurde. Wir sahen schon, daß die Blattbündel von der Stele aus direkt zu den Blättern verlaufen. Meistens spaltet sich nun das mehr oder weniger konzentrische oder hufeisenförmige Bündel oder das Bündelpaar, welches in die Blattbasis eintritt, in 10 oder 20 mesarche Bündel, welche auf dem Querschnitt eine runde oder elliptische Form bilden mit einwärts gerichtetem Xylem.

Bald aber entsteht an der Oberseite dieser Form eine Depression, welche nach und nach tiefer wird, so daß schließlich ein V entsteht (Fig. 539, 5), mit Neigung der Schenkelspitzen zu gegenseitiger Annäherung. Mit anderen Worten, die *Bennettiteae* haben einen mehr farnähnlichen Bündelquerschnitt in der Blattrachis als die rezenten *Cycadeen*.

So wie bei den rezenten *Cycadeen*, sind die Blattbündel der *Bennettiteae* mesarch.

Durch CARRUTHERS' Werk ist die Stammstruktur zumal von *Bennettites Saxbyanus* aus Wight bekannt geworden. Da ist ein umfangreiches





Fig. 537. Cycadella ramentosa, nach WIELAND. 1 Querschnitt eines jungen Blattes, ganz in Ramentum eingebettet. 2 Typen von Cycadeen- und Farnramentum, nach SEWARD. A Dioon edule, Längsschnitt eines Epidermishaares, die Basis desselben zeigend. B Cyathea excelsa, Querschnitt einer Ramentumschuppe. C Cycadoidea gigantea, Querschnitt einer Gruppe von Ramentumschuppen. 3 Cycadella ramentosa, nach WIELAND. Querschnitt durch das Ramentum der Blattbasen. Kräftiger Typus einer Ramentumschuppe von 2—3 Zellen Dicke.

Mark, von einem Xylem- und Phloemring geringer Dicke umgeben, vorhanden, welcher letztere, so wie bei den normalen *Gymnospermen*, aus anastomosierenden kollateralen Gefäßbündeln gebildet wird.

Der Bau des Holzes und des Phloems ist, wie zumal SOLMS nachwies, ganz der einer rezenten *Cycadee*.

Anatomisch ist denn auch der wichtigste Unterschied zwischen *Bennettiteen* und *Cycadeen* der direkte Verlauf der Blattbündel in der Rinde der ersteren und ihr sehr indirekter Verlauf in der Rinde der *Cycadeen*.

Sehr stark weichen aber die *Bennettiteae* von den *Cycadeen* in fruktifikativer Hinsicht ab, und zwar in solchem Maße, daß auf den ersten

Blick kaum irgendwelche Uebereinstimmung zwischen einem *Bennettites*-Strobilus und dem einer rezenten *Cycadee* auffällt. Bevor wir diese besprechen, noch einige Worte über die Blätter. Erwachsene, strukturhaltige Blätter sind von *Bennettites* nicht bekannt, aber WIELAND entdeckte an den Stammspitzen verkieselter Exemplare die jungen Blätter, welche sowohl in Form wie in Knospenlage ganz mit denen eines rezenten *Dioon* oder einer *Zamia* übereinstimmen. Von den

Macrostrostrobilis

war die Struktur bei *Bennettites Gibsonianus* durch CARRUTHERS und SOLMS und bei *B. Morierei* schon durch LIGNIER bekannt geworden,

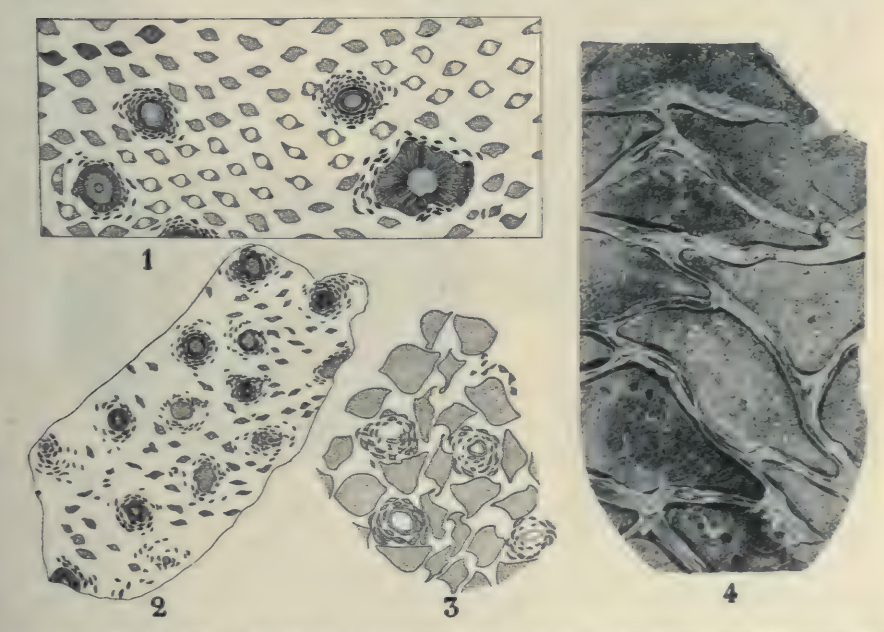


Fig. 538. Nach WIELAND. 1 Zeichnung der polierten Oberfläche eines Stammes von Cycadoidea dacotensis (?), die Zerstörung der Regelmäßigkeit der Blätterspiralen infolge des Wachstums der Früchte zeigend. 2 Dasselbe in höherem Grade zeigend bei Cycadoidea spec. T. 750. 3 Cycadoidea ingens. Querschnitt des Panzers eines etwa 40 cm dicken Stammes, welcher mehrere junge Früchte getroffen hat, die große Unregelmäßigkeit in der Form der Blattbasen zeigend. 4 Cycadella spec., die regelmäßige Anordnung und Form der Blattbasen auf einem sterilen Stamme zeigend.

und in seinem Referat über WIELANDS Werk sagt SOLMS denn auch mit Recht:

„Das Kapitel über die samenbergenden Kolben enthält kaum etwas wesentlich Neues, die Befunde stimmen in weitgehendem Maße mit den an *Bennettites Gibsonianus* und *Morierei* gewonnenen überein."

Daß ich trotzdem auch hierin WIELAND folge, hat seinen Grund darin, daß sein reichlicheres und schönes Material dennoch die Details deutlicher erkennen läßt.

Im Jahre 1856 oder 1857 wurde in dem Lower Greensand zu Luccomb Chine, auf der Insel Wight, ein verkieselter *Bennettites*-Stamm

entdeckt, der 12 Jahre später von CARRUTHERS an Dünnschliffen studiert wurde und zu der Entdeckung der Makrostrobili führte.

Die von WIELAND entdeckten Früchte verschiedener neuen Genera und Species der *Bennettiteen* gehören alle demselben Typus an. Am eingehendsten untersuchte er *Cycadoidea Wielandi* WARD, wobei bemerkt sei, daß *Cycadoidea* und *Bennettites* Synonyme sind.

Der Makrostrobilus ist auch hier ein lateraler Zweig, der zwischen den alten Blattbasen in ihren Achseln an jedem Punkte des Stammes entspringen kann. Ein jeder dieser Fruchtzweige besteht aus einem

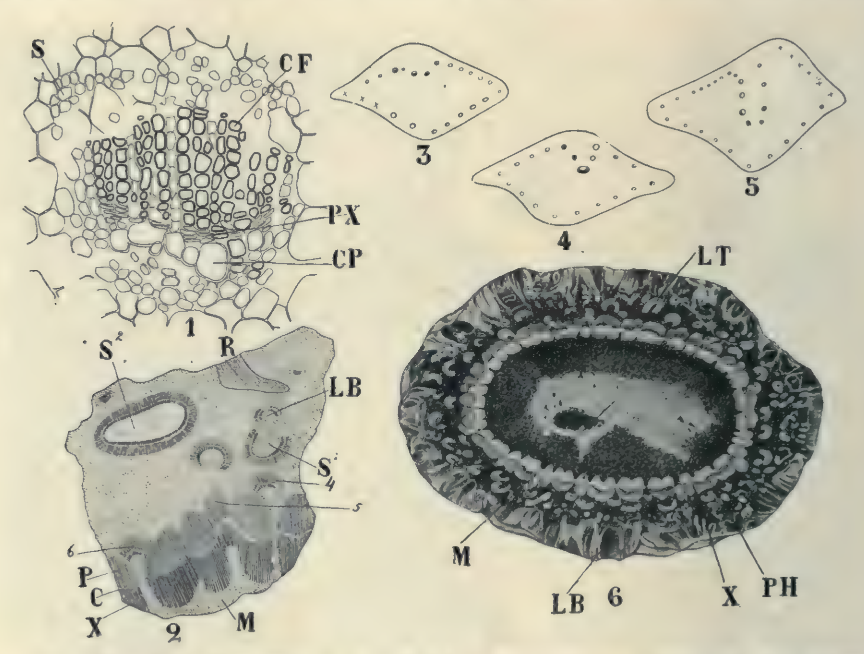


Fig. 539. Nach WIELAND. 1 Cycadoidea dacotensis. Querschnitt eines Gefäßbündels im Blattstiel in einer Entfernung von mehreren Zentimetern von der Rinde. CF Zentrifugales Xylem, CP zentripetales Xylem, PX Protoxylem, S Sklerenchym. 3 Cycadella (Cycadoidea) utopiensis. Querschnitt der Blattbasis in etwa 1 cm Entfernung von der Rinde. 4 Idem von Cycadoidea dacotensis. 5 Idem von Cycadoidea superba. 2 Cycadoidea Wielandi, Querschnitt durch Xylem, Rinde und Basalteil des Stammes. M Mark, S_1, S_2 Bündel der Stiele von samentragenden Strobilis, LB ein laterales Blattbündel, welches später mit einem Zweige des Strobilusstielbündels zu fusionieren scheint, R Ramentum an der Basis des Panzers. 4, 5, 6 Blatt- oder Strobilusbündel in der Nähe ihrer Ursprungsstellen auf der Stammstele. X, C, P Xylem, Cambium und Phloem der kollateralen Bündel aus dem Holzringe des Stammes. 6 Querschnitt des Stammes von Bennettites Saxbyanus, nach CARRUTHERS. M Mark, X Holzring, LT Blattbündel, durch die Rinde austretend und sich wiederholt gabelnd, LB Blattbasen, PH Phloem.

eiförmigen apikalen Kegel, der von einem kurzen Stiel getragen und ganz von einer Serie zahlreicher, mit Haaren bedeckter Hüllblätter eingeschlossen wird, wie dies Fig. 541, 6 zeigt.

Die Hüllblätter stehen spiralig um den Stiel herum und schließen sich über der Spitze des Kegels (Fig. 541, 7). Bei einem der untersuchten Stämme war der Panzer 4,5 cm dick und die Rinde in halber Höhe des Stammes 1,3 cm. Die Blütenstiele sind meistens 2 cm lang und 1,5 cm dick, und die Länge der ungefähr erwachsenen Kegel beläuft

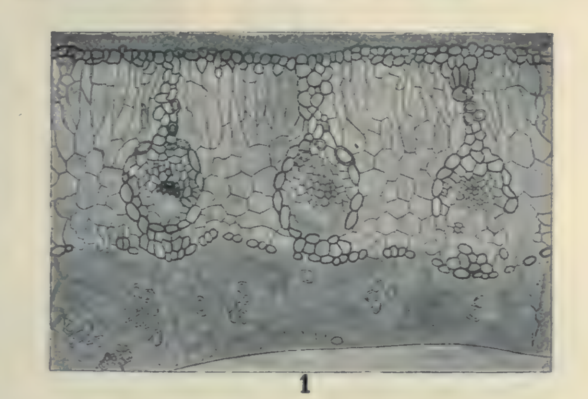
sich auf 4—4,5 cm, so daß die größten 1—2 cm über den Panzer hervorragten. Der Kegel hat 2—2,5 cm im Durchmesser an seiner dicksten Stelle, die Hüllblätterbedeckung ist 2—3 mm dick.

Schon ohne Schnitte zu machen, kann man die wichtigsten morphologischen Eigenschaften an erodiertem Materiale feststellen.

So läßt sich bisweilen feststellen, daß der Blütenstiel in einem fleischigen, verbreiterten, konvexen Receptaculum endet (Fig. 541, 9), das sehr an den Blütenboden einer Komposite erinnert.

Auf diesem Receptaculum sind die Brakteen — nach WIELAND reduzierte Sporophylle — und die fertilen Sporophylle inseriert.

Die Sporophylle bestehen aus einem dünnen Stiel, der an seiner Spitze ein orthotropes (gerades) Ovulum mit langer Mikropyle trägt (Fig. 541, 8). Jede Braktee (Fig. 541, 4 B) endet mit verbreiterter Spitze. Die zentralen Sporophylle sind die längsten und gerade, die mehr peripher inserierten kürzer und auswärts gekrümmt. Nach der Basis des Strobilus hin sind bloß Brakteen vorhanden.



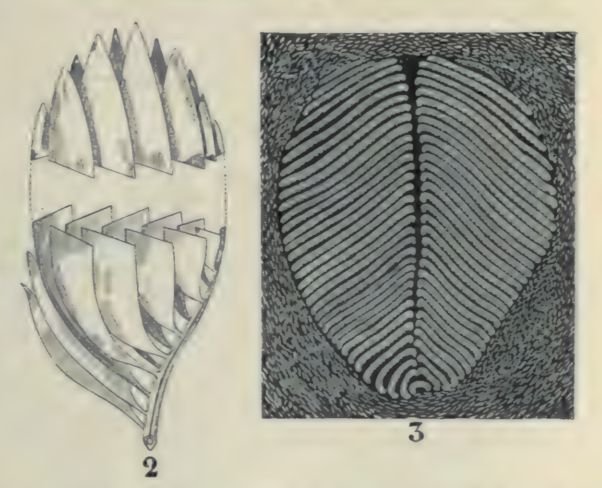


Fig. 540. Nach WIELAND. Querschnitt durch ein Blattfieder eines sehr jungen Blattes von Cycadoidea ingens. 2 Diagramm eines hypothetischen Blattes, die Stelle zeigend, wo ein Querschnitt, wie der der Fig. 3 entnommen ist; die Zahl der Fiedern der Uebersichtlichkeit wegen reduziert. 3 Cycadoidea ingens. Querschnitt eines teilweise hervorragenden, aber noch gefalteten Blattes, ganz in Ramentum eingebettet.

Die verbreiterten Spitzen der Brakteen schließen an der Oberfläche des Strobilus zusammen und bilden polygonale Gruppen zu je etwa 6 Brakteenspitzen, welche zusammen die Spitze eines Ovulums umschließen (Fig. 541, 1). Diesen Brakteenspitzen zusammen hat man den Namen Pericarp gegeben, eine Bezeichnung, welche nur Verwirrung stiften kann.

Wir haben also mit einem Blütenstiel zu tun, der auf seiner verbreiterten Spitze Sporophylle und Brakteen trägt; die Brakteen haben verbreiterte Spitzen, welche seitlich zusammenschließen, aber, wo es nötig ist, eine Oeffnung zwischen sich lassen, durch welche die mikro-

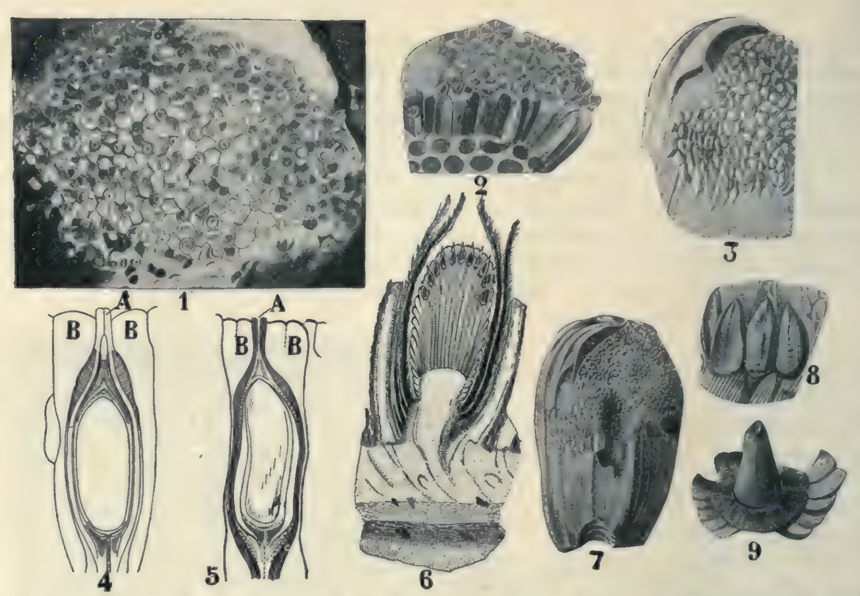


Fig. 541. Nach Wieland. 1 Cycadoidea sp. T. 750. Oberflächenansicht eines jungen ovulaten Strobilus. Die Enden der mikropylären Röhren sind zwischen den polygonalen Enden der Brakteen deutlich sichtbar. 2 Seitenansicht eines ähnlichen Strobilus von Williamsonia Bucklandi Saporta. 3, 7 Strobili von Bennettites Morierei, die Hüllblätter zeigend. 4 Längsschnitte der Samen derselben Species, nach Lignier. 5 Idem von Cycadoidea Wielandi. A Mikropyläre Röhre, B Brakteen. 6 Ovulater Strobilus von Cycadoidea im Längsschnitt zwischen die Basen der Laubblätter eingeschlossen und von eigenen Hüllblättern umgeben. 8 Samen von Bennettites Morierei, der mittlere Same zeigt den Stiel, dem er apikal aufsitzt. 9 Abguß der Basis des Strobilus von Williamsonia gigas, den Blütenboden, sowie den Discus zeigend.



Fig. 542. Cycadoidea ingens, nach Wieland. Plan eines bisporangiaten Strobilus (einer Blume), aus einem zentralen ovulaten Kegel und einem hypogynen Staminalkreis, dessen Mikrosporophylle an der Basis verwachsen sind, bestehend, das Ganze von Hüllblättern umgeben.

pylären Röhren der terminal auf den Sporophyllen inserierten Ovula hervorragen (Fig. 541, 4, 5).

Gesetzt den Fall, es wären die Brakteen seitlich verwachsen und hätten sich über ein Sporophyll mit seinem Ovulum verlängert, so hätten wir den Fall eines wenn auch etwas absonderlichen Fruchtknotens vor uns. Man kann also sagen, daß die *Bennettiteae* Cycadophyten sind mit Neigung zur Angiospermie, während wir die Brakteen, welche den Strobilus einhüllen, als eine beginnende Perianthbildung ansehen können.



Fig. 543. Cycadoidea ingens. Restauration eines ausgebreiteten bisporangiaten Strobilus im Längsschnitt, nach WIELAND.

Gesetzt den Fall, man wollte die *Angiospermen* hier anschließen, so würde man leicht die Schlußfolgerung ziehen, daß die primitiven *Angiospermen*, wie die jetzigen *Monochlamydeen*, eingeschlechtliche Blüten hatten, aber dazu liegt doch kein Grund vor, denn WIELAND hat nachgewiesen, daß viele *Bennettiteen*-Strobili an ihrer Basis Mikrosporophylle bildeten, also hermaphrodit oder richtiger bisporangiat waren. Nach WIELAND ist es nun wahrscheinlich, daß es *Bennettiteen* mit hermaphroditen und mit unisexuellen Strobilis gegeben hat, aber er fügt dabei hinzu, daß es sehr wohl möglich ist, daß alle *Bennettiteae* hermaphrodite Blüten gehabt haben.



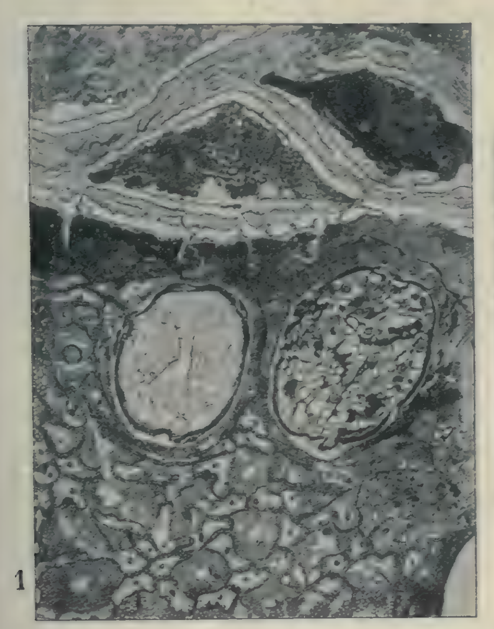
Fig. 544. Nach WIELAND. Cycadoidea dacotensis. Restauration eines noch ungeöffneten bisporangiaten Strobilus mit einem Teile der Hüllblätter. 18 Mikrosporophylle vorhanden. 2 Semi-digrammatische Skizze eines bisporangiaten Strobilus, im Zentrum die Blütenachse mit jungen Ovulis und Brakteen.



Fig. 545. Nach WIELAND. 1 Cycadoidea dacotensis. Synangia teilweise durch Verwitterung bloßgelegt. Die Synangiumwand größtenteils abgesprengt, wodurch die Loculi klar hervortreten. 2 Cycadoidea dacotensis. Längsschnitt durch die Spitze eines ungeöffneten bisporangiaten Strobilus, die Synangia noch geschlossen, die Ovula noch sehr jung. 3 Längsschnitt eines Synangiums derselben Species. 4 Querschnitt eines bisporangiaten Strobilus derselben Art oberhalb der Spitze des ovulaten Kegels. 5 Querschnitte durch unausgebreitete Mikrosporophylle eines bisporangiaten Strobilus derselben Art, eine Rachis und anliegende Synangia zeigend, links oben die Rachis. 6 Cycadoidea Marshiana. Längsschnitt eines ovulaten Strobilus. S Reste des abgefallenen Discus.

Zweifellos waren sie stark protandrisch, und so kommt es, daß man an reifen Strobilis keine Spur von Mikrosporophyllen mehr findet; wohl aber liegt an der Basis dieser Strobili oft ein ringförmiger Geweberest, der sich sehr gut als die Stelle auffassen läßt, an welcher die Mikrosporophylle inseriert waren.

Während die Struktur der *Bennettiteen*-Samen in der Hauptsache mit der der rezenten *Cycadeen* übereinstimmt, ist das Integument wohl in Korrelation mit dem von den Brakteen verliehenen Schutz weniger entwickelt und wohl auch wieder in Verbindung damit die Gefäßbündelversorgung im Vergleich mit den rezenten *Cycadeen* einfacher,



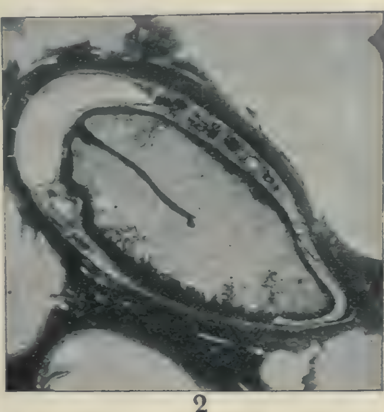


Fig. 546. Cycadoidea Wielandi, nach WIELAND. 1 Querschnitt durch einen jungen Samen, zwei Proembryonen zeigend. 2 Dikotyler Embryo von Bennettites Gibsonianus, nach SCOTT.

hingegen weichen die Mikrosporophylle bedeutend von denen der rezenten *Cycadeen* ab.

Sie stehen in einem Wirtel von 10—18 farnartig gefiederten Mikrosporophyllen um die Basis der bisporangiaten Strobili, deren Achsenspitze die jungen Makrosporophylle trägt.

Diese Mikrosporophylle sind an ihrer Basis zu einem glockenförmigen Gebilde verwachsen.

Weicht also die Struktur dieser Mikrosporophylle sehr von der der rezenten *Cycadeen* ab, so ist dies nicht weniger der Fall bei den Mikrosporangien, welche hier nicht, wie bei den *Cycadeen*, einzeln stehen, sondern Synangien darstellen.

Um es kurz auszudrücken, man würde sich vorstellen können, daß die rezenten *Cycadeen* sich aus *Marattiaceen* mit gesonderten Sporangien,

wie *Angiopteris*, entwickelt hätten, die *Bennettiteae* aus synangialen *Marattiaceen* wie *Marattia*.

Inwieweit die „carpellary discs“ von WILLIAMSON die verwachsenen Mikrosporophyllbasen der *Bennettiteen* sind, wie WIELAND will, wage ich nicht zu entscheiden. Die Mikrosporangien sind von einer derben, sich über der Spitze mittels eines Längsrisses öffnenden Hülle umgeben, von der Struktur einer *Marattiaceen*-Synangiumwand, innerhalb welcher der Sorus von Sporangien, wie bei *Marattia*, liegt.

Der Embryo ist, wie SOLMS nachwies, dikotyl. WIELAND bildet ein jüngeres Stadium ab (Fig. 546, 1), das er als einen proembryonalen Zustand auffaßt, etwa wie der, den wir bei *Ginkgo* kennen.

Summa Summarum sind also die *Bennettiteae* Cycadophyta, welche Neigung zu Angiospermie zeigen. Inwieweit es berechtigt ist, wie WIELAND will, *Angiospermen* vom Typus von *Liriodendron* an sie anzuschließen, ist eine Frage, welche wir später erörtern werden. Sicher ist es, daß diese bisporangiaten Strobili mit ihren perianthartigen Brakteen sehr an *Angiospermen*-Blüten mit verlängerter Achse und spiraliger Insertion der Blütenteile, wie dies bei *Magnoliaceen* vorkommt, erinnern; daß sie echte Samenpflanzen waren, beweist das Reifen des Embryos auf der Pflanze, er verzehrte dabei das Endosperm, der Same war also exalbuminat.

Von den *Archegoniaten* bleiben nun noch zwei Gruppen zu besprechen übrig, welche vielfach zu den *Coniferen* gerechnet werden, und welchen wir die nächste Vorlesung widmen wollen.

Sechsundvierzigste Vorlesung.

Die Polyciliaten.

VI. Die Cordaitales und Ginkgoales.

Außer den schon besprochenen *Gymnospermen,* den *Cycadophyten,* gibt es noch eine Gruppe hierher gehöriger Organismen, welche zwar unter sich sehr verschieden sind, aber in einer Hinsicht, nämlich im Bau ihres Holzes, übereinstimmen. Diese Organismengruppe bezeichnet man vielfach mit dem Namen

Coniferen,

also Zapfenträger, ein Name, der zwar für eine Untergruppe, für die eigentlichen tannenartigen Gewächse, recht bezeichnend ist, aber irreführend für Genera, wie *Ginkgo, Torreya* etc., welche gar keine Zapfen, sondern an die der *Cycadophyten* erinnernde Samen tragen; ihre Stammstruktur stimmt jedoch gar nicht mit der der *Cycadophyta,* wohl aber mit der der echten *Coniferen* überein.

In dieser Gruppe der *Coniferen* müssen wir nun meines Erachtens mehrere Klassen unterscheiden, z. B. die der *Cordaitales, Ginkgoales, Taxales, Euconiferales* [1]) etc.

Wir werden zu untersuchen haben, ob diese gemeinsamen oder verschiedenen Ursprung haben und ob sie an den *Filicineen-* oder an den *Lycopodineen*-Stamm, oder vielleicht zum Teil an den einen, zum Teil an den andern angeschlossen werden müssen.

Für die *Ginkgoales* ist die Frage meines Erachtens leicht zu beantworten, die völlige Uebereinstimmung zwischen den Spermatozoen von *Ginkgo* und denen der *Cycadeen* schließt jeden Zweifel darüber aus, und *Ginkgo* muß gewiß an den großen *Filicineen*-Stamm angeschlossen werden. Auch über die *Taxales,* welche in ihren Samen große Uebereinstimmung mit denen der *Ginkgoales* zeigen, kann meines Erachtens kaum verschiedene Meinung herrschen.

Hingegen bietet es auf den ersten Blick zweifellos große Schwierigkeiten, die *Euconiferales* mit dem *Filicineen - Cycadophyten* - Stamm in Verbindung zu bringen, und die Frage des Ursprungs dieser Organismen

---

1) Auch läßt sich die Auffassung verteidigen, nach welcher die Cordaiteae und Ginkgoae zusammen die Klasse der Cordaitales bilden.

wird sorgfältig erwogen werden müssen. Wie wir sahen, haben aber alle diese Organismen, *Cordaitales, Ginkgoales, Taxales, Euconiferales* etc., eine Eigenschaft gemein, sie besitzen nämlich eine bestimmte Holzstruktur, welche man mit dem Namen Coniferenholz bezeichnet hat.

Wir müssen uns also zunächst fragen, welches die ältesten Fossilien sind, die Coniferenholz bildeten. Dies sind nun die

Cordaitales.

In seiner Paläophytologie sagt SOLMS S. 107:

„Allen denjenigen, welche sich eingehender mit Paläophytologie beschäftigen, erschien es schon seit lange merkwürdig, daß trotz der verhältnismäßigen Seltenheit und Unsicherheit der Zweig- und Blattreste von *Coniferen* in der Kohlenformation, doch so reichlich verkieselte Hölzer des Typus *Araucarioxylon* in derselben vorkommen. Man ahnte noch zur Zeit des Erscheinens von SCHIMPERS Paléontologie végétale (1869—74) nicht, daß diese Hölzer mit Blättern zusammengehören, die, vom Devon aufwärts vorkommend, zumal in den oberen Ablagerungen der Karbonperiode in ungeheurer Häufigkeit auftreten und alle Schichtungsflächen des Gesteins mit zahllosen Abdrücken bedecken. Diese Blätter waren, ihrer Bandgestalt und parallelen Nervatur halber, von den älteren Autoren, zumal auch von GÖPPERT, der Regel nach unter den Namen *Nöggerathia* oder *Cordaites* zu den *Monokotyledonen* gerechnet worden. Man stellte mit ihnen gewisse, gleichfalls sehr häufige Steinkerne von rundem, herz- oder eiförmigem Umriß zusammen, die, je nach ihrer Form, als *Cardiocarpus, Rhabdocarpus* etc. bezeichnet, mit den Früchten der Palmen verglichen zu werden pflegten. Freilich war BROGNIART, der sie ursprünglich auch für *Monokotylen* gehalten, schon früh von dieser Ansicht zurückgekommen und hatte sie samt den erwähnten Samensteinkernen den *Cycadeen* als eigene Familie an die Seite gestellt, womit also schon damals ihre wirkliche Verwandtschaft vermutungsweise erkannt war. Auf Grund eigener wichtiger Beobachtung waren dem GOLDENBERG und WEISS, letzterer mit Zweifel, und unter vorläufiger Belassung der Gruppe an herkömmlicher Stelle bei den *Monokotylen*, beigetreten. Nichtsdestoweniger behielt dieselbe den schwankenden Charakter bei, bis es GRAND'EURY (1877) gelang, sie durch seine ausgezeichneten Untersuchungen im wesentlichen klarzustellen und mit Grund und Berechtigung definitiv den *Gymnospermen* einzureihen. Seine Resultate wurden durch die bewundernswerten Untersuchungen, die RENAULT (1879) an den in den Kieseln von Grand'Croix erhaltenen Blütenständen, die BROGNIART (1881) an den in demselben Material sich findenden abgefallenen Samen anstellte, nur erweitert und bestätigt. Allein den Bemühungen besagter Autoren ist es zu danken, wenn die *Cordaiteen*, noch vor wenigen Jahren zu den allerzweifelhaftesten Dingen gehörig und mit den *Noeggerathien* zusammengeworfen, heute die bestbekannte von allen Sippen fossiler und in der jetzigen Vegetation nicht mehr vorhandener Gewächse darstellen" (SOLMS 1887).

Seitdem hat SCOTT die Genera *Poroxylon*, *Pitys* und *Calamopitys* mit den *Cordaiten* in Verbindung gebracht, und es war wiederum GRAND'EURY (C. R. T. 140, 1905, p. 995) gelungen, nachzuweisen, daß *Rhabdocarpus* BROGNIART wahrscheinlich der Same von *Poroxylon* ist.

Weiter ist von COMPTER und LIGNIER nachgewiesen worden, daß *Cordaiteen* noch im Jura vorkommen, während ZEILLER in den obersten

Schichten des Lias von Madagaskar Samen gefunden hat, welche alle Merkmale von *Cordaiten*-Samen zeigen, und nachwies, daß früher als *Yuccites* beschriebene Blätter zu diesen gehören.

Auch wies ZEILLER nach, daß *Noeggerathiopsis* aus dem Permotrias Indiens die Blätter von *Cordaicladus* sind, und daß mit diesem zusammen das Genus *Cordaicarpus* vorkommt, welches man zu den *Cordaiten* rechnen muß. Wahrscheinlich muß man dazu auch die *Krannera* des Cénomanien von Böhmen rechnen, aber dies bleibt, da man nur noch Blätter kennt, unsicher. Noch stets bleibt

Cordaites

die am besten bekannte Gattung, welche wir hier hauptsächlich nach SCOTTS Zusammenstellung besprechen wollen.

Die *Cordaiten* waren Bäume mit nackten Stämmen und dichten Kronen, mit großen, einfachen, lanzettlich-lineären, ganzrandigen, ziemlich großen Blättern, mit paralleler, nur hie und da dichotomer Nervatur. Die Stämme hatten 2 oder mehr Fuß Durchmesser, bei einer Höhe von bis 30 m unter der Krone, sie waren also sehr schlank.

Die spiralig gestellten Blätter waren bei verschiedenen Arten oder vielleicht wohl Gattungen verschieden.

Bei den typischen *Eucordaites* waren sie bisweilen 1 m lang bei 15 cm Breite, bei *Dorycordaites* ungefähr ebenso lang aber schmäler, während *Poacordaites* Blätter von $^1/_2$ m Länge und bloß 1 cm Breite hatte. Die Blattknospen erinnerten an eine eben austreibende Knospe unserer Buche.

Das Holz hat im allgemeinen den Bau von Coniferenholz im Gegensatz zu den *Cycadofilices*, und bei *Poroxylon* war das Xylem gänzlich zentrifugal entstanden, aber das umfangreiche Mark, welches bis 10 cm Durchmesser erhalten kann, unterscheidet sie schon auf den ersten Blick von den rezenten *Coniferen*.

Abdrücke der Markhöhlung sind häufig und unter dem Namen *Sternbergia* oder *Artisia* beschrieben. Es sind zylindrische, bisweilen etwas gerippte Kalkzylinder mit zahlreichen queren Einschnürungen, die dadurch verursacht sind, daß nach dem Vertrocknen des Markes zahlreiche Diaphragmata stehen blieben, welche später zentral zerstört wurden, während deren periphere Teile ringförmig in die Markhöhlung vorsprangen.

Die Infloreszenzen sind früher als *Antholithus* beschrieben worden. Männliche Infloreszenzen können nicht immer äußerlich von weiblichen Infloreszenzen unterschieden werden, bisweilen aber führten die weiblichen nur sehr wenige Sporophylle.

Die Infloreszenzen bestanden aus verzweigten oder einfachen Achsen, welche lateral kätzchenähnlich angeordnete Sporophylle trugen; diese Kätzchen waren etwa 1 cm lang. Die Infloreszenzen waren etwas oberhalb eines Laubblattes inseriert, also nicht genau axillär.

Das sekundäre Holz ist von dem einer *Araucaria* nicht zu unterscheiden und hieß deswegen früher *Araucarioxylon*. Seine Elemente sind radial gestellt, so daß auf dem Querschnitt die Grenze zwischen primärem und sekundärem Xylem nicht sichtbar ist, wohl aber auf dem Längsschnitt; am weitesten nach innen finden wir die engen, spiralig verdickten Protoxylemelemente, darauf folgen weitere spiralig verdickte Tracheiden und dann leiterförmige Elemente, schließlich erst die ge-

tüpfelten Tracheiden, welche das sekundäre Holz zusammensetzen; die Uebergangszone zwischen dem primären und dem sekundären Holz war also viel breiter als bei den meisten rezenten *Coniferen*. Das Blattbündel war oft, wie bei *Lyginodendron*, *Ptychoxylon*, *Poroxylon* und den *Ginkgoales*, doppelt. Die Wurzel hatte *Gymnospermen*-Typus, vermutlich gehört die als *Amyelon radicans* beschriebene Wurzel zu den *Cordaiteen*; Struktur zeigende Wurzeln sind aber noch nicht in Verbindung mit dem Stamme angetroffen worden.

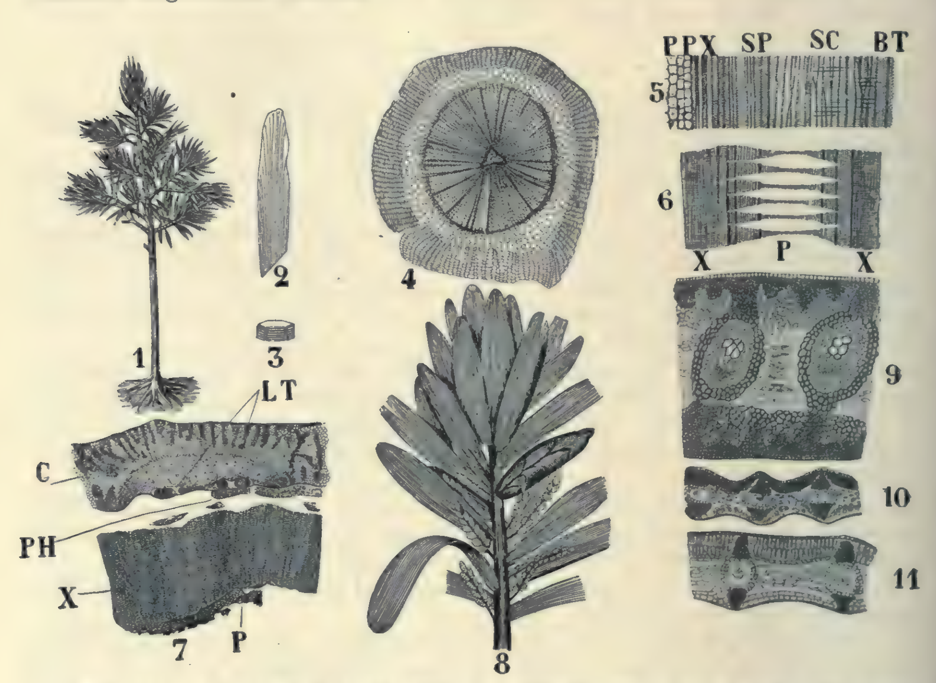


Fig. 547. 1 Dorycordaites spec. Restauration, nach GRAND'EURY, von SCOTT modifiziert, der Stamm ist zu kurz. 2 Stück eines Blattabdruckes, im British-Museum. 3 Stück eines Abgusses der Markhöhlung, unter dem Namen Sternbergia bekannt, aus dem British-Museum. 4 Amyleon radicans, wahrscheinlich eine Cordaiten-Wurzel, im Querschnitt, nach SCOTT. Im Zentrum das triarche primäre Xylem zeigend, um dasselbe herum das sekundäre Xylem und schließlich Phloem und Periderm. 5, 6 Cordaites Brandlingii, nach SCOTT. 5 Radialschnitt. P Mark, PX enge Spiraltracheiden des Protoxylems, SP weitere Spiraltracheiden, SC leiterförmige Tracheiden. BT Tracheiden mit vielreihigen Hoftüpfeln. 6 Radialschnitt des zentralen Teiles des Stammes, das Mark und das Holz zeigend. P Mark, X Holz. 7 Cordaites spec. Teil eines Stammquerschnittes. P Mark, X Holz, PH Phloem, LT doppelte Blattbündel, C Rinde. 8 Cordaites laevis. Zweig (restauriert) mit großen parallelnervigen Blättern und Infloreszenzen, eine jede mit vielen Kätzchen, rechts eine große Knospe, nach GRAND'EURY. 9 Cordaites anguloso-striatus. 10 Cordaites rhombinervis. 11 Cordaites lingulatus. Querschnitte von Blättern.

Verkohlte Blätter gehören zu den häufigsten Fossilien, bisweilen bestehen ganze Kohlenschichten aus ihnen. Versteinerte Blätter hat man bei Grand Croix gefunden, dicht zusammengeschichtet wie nasse Herbstblätter in einem Buchenwalde, wie SOLMS sagt.

Die Struktur des Blattes stimmt am meisten mit der einer *Zamia*-Fieder überein; die Bündel zeigen die kollaterale mesarche Struktur, welche für *Cycadeen*-Blätter charakteristisch ist; in seiner allgemeinen

Form und im gröberen Bau steht es aber *Damara* am nächsten, so daß es Merkmale von *Cycadeen* und *Coniferen* in sich vereint.

Die Infloreszenzen sind unter dem Namen *Cordaianthus* bekannt.

Ein männliches Kätzchen besteht aus einer ziemlich dicken Achse mit spiralig gestellten Brakteen, zwischen denen die an Stamina erinnernden Mikrosporen-produzierenden Organe stehen. Jedes dieser Organe steht entweder gesondert in der Achsel einer Braktee, oder 2 bis 3 zusammen stehen um die Spitze des Kätzchens herum. Jedes Organ besteht aus einem filamentartigen Teile, der an seiner Spitze 3 bis 6 Mikrosporangien trägt, welche sich der Länge nach öffneten. Im filamentartigen Teile befindet sich ein Gefäßbündel, das nach jedem Mikrosporangium einen Zweig sendet.

Man kann nun mit Renault dieses ganze Organ als ein Stamen, als ein Mikrosporophyll also auffassen, oder man kann es mit Solms als einen axillären Zweig betrachten, der an seiner Spitze eine Anzahl zu Sporangien reduzierter Sporophylle trägt.

Das letztere scheint mir am wahrscheinlichsten, wir haben dann hier in der männlichen Blüte so ziemlich dieselbe Struktur wie in den weiblichen von *Cordaites*.

Trotzdem sie äußerlich sehr an die männliche Infloreszenz erinnern, sind die Makrosporophyllstände in der Tat komplizierter, sie tragen nämlich in den Achseln ihrer Brakteen kurze, noch wenige Blätter bildende Seitenzweige, welche terminal ein Eichen tragen. Die Diagramme sind also:



Männliche Infloreszenz.



Weibliche Infloreszenz.

Hieraus folgt, daß meines Erachtens die männliche Blüte das Homologon der weiblichen ist.

Das Eichen selber ist noch sehr *Cycadeen*-artig. Es hat 2 Integumente, von denen das äußere dick und fleischig, das innere dünn war; vielleicht waren dies auch nur, wie bei den rezenten *Cycadeen*, zwei verschiedentlich differenzierte Schichten eines Integuments. Bei *Cordaianthus Grand'Euryi* wurde eine Pollenkammer in dem langen Nucellusschnabel gefunden, in welcher noch Pollen vorhanden war. In diesen Pollenkörnern ist eine große Gruppe von Zellen vorhanden, welche entweder Prothalliumzellen oder wahrscheinlicher generative Zellen, wie die von *Microcycas*, gewesen sind. Weder hier noch bei irgendeinem anderen Fossil ist ein Pollenschlauch gefunden worden, wahrscheinlich weil diese zarten Organe nicht erhalten geblieben sind, es ist aber auch ganz gut möglich, daß diese Pflanzen noch keine Pollenschläuche bildeten.

Die Struktur der Samen ist also eigentlich von der der *Pteridospermen* nicht zu unterscheiden, denn wenn man früher meinte, daß die Bilateralität der *Cordaiten*-Samen ein Merkmal sei, wodurch man sie von den radiär symmetrischen *Pteridospermen*-Samen unterscheiden könnte, so wissen wir, seit wir auch bilateral-symmetrische *Pteridospermen*-Samen kennen, daß dies nicht geht.

Rekapitulierend können wir also die *Cordaiten* definieren als *Gymnospermen* mit *Coniferen*-artigem Holze, mit stark von den *Cycadeen* abweichenden weiblichen und männlichen Infloreszenzen und mit *Cycadeen*-artigen Eichen und Samen.



Fig. 548. 1 Cordaiten-Samen (Cycadinocarpus Augustodunensis RENAULT), Längsschnitt, nach RENAULT. MI Mikropyle, J Integument, PC Pollenkammer mit Pollen, AR Archegonien, PR Prothallium. 2, 6 Cordaianthus Williamsoni, nach RENAULT. 2 Ovulum. D kurzer Axillarsproß, in dem Ovulum endend, B Bracteolus, F äußeres, E inneres Integument, CH Chalaza, N verschrumpfter Nucellus, G Spitze des Nucellus. 6 Etwas tangentialer Schnitt eines weiblichen Kätzchens mit zwei Ovulis. 3, 4 Cordaianthus Grand'Euryi, nach RENAULT. 3 Längsschnitt einer weiblichen Blüte, ein eben befruchtetes Ovulum zeigend. D Achse, B Brakteen. 4 Kanal der Pollenkammer des in voriger Figur abgebildeten Samens, stärker vergrößert. G angeschwollene Zellen, den Kanal einschließend, PP[1] zwei Pollenkörner, EX Exosporium, IN Gruppe von prothallialen oder antheridialen Zellen im Pollenkorn, rechts zwei Pollenkörner isoliert. 5 links Samaropsis acuta, rechts Samaropsis fluitans. 7, 8 Cordaianthus Penjoni, nach RENAULT. 7 Longitudinalschnitt eines männlichen Kätzchens. A Achse, B sterile Brakteen, C „Filament mit den Pollenfächern (E)“ an der Spitze, V Spitze der Achse. 8 „Stamina“ stärker vergrößert. P Spitze der Achse.

Letzterer Umstand veranlaßt uns selbstverständlich anzunehmen, daß die *Cordaiten* und die *Cycadophyta* gemeinsamen Ursprung gehabt haben, und in dieser Meinung werden wir noch bestärkt durch die Tatsache, daß ein anderes *Cordaitaceen*-Genus, *Poroxylon*, zwar sehr *Cordaites*-artige Blätter trägt, aber in seiner Stammstruktur viel mehr an *Lyginodendron* erinnert, wie auch in seinen radiär-symmetrischen Samen, wenn wenigstens GRAND'EURY recht hat, daß *Rhabdocarpus* BROGN. der Same von *Poroxylon* war.

Auch noch ältere Typen, wie *Calamopitys* und *Pitys*, zeigen nach SCOTT Uebergangsstrukturen zwischen den *Lyginodendreae* und den *Cordaiten*, so daß wir wohl folgende Abstammung annehmen könnten, wenn nicht, wie mir wahrscheinlicher, der gemeinsame Ursprung noch weiter zurückliegt (vergl. S. 729).

Cycadophyta ↖ ↗ Cordaitales
Cycadofilices

An die *Cordaitales* können wir nun mit einiger Wahrscheinlichkeit die

Ginkgoales

anschließen; seit der Entdeckung der Spermatozoen von *Ginkgo* sind wir wenigstens sicher, mit polyciliaten Formen zu tun zu haben.

In der Jetztzeit lebt nur noch ein Genus mit einer Art, *Ginkgo biloba*, von welcher man bis vor kurzem meinte, daß sie nur noch als Tempelbaum in Japan und China kultiviert vorkäme und welche man denn auch wohl, da *Ginkgo*-Reste im Tertiär häufig sind, als eine von Priestern erhaltene Tertiärart charakterisierte.

In einem Brief an die englische Zeitung „The Standard" vom 17. August 1899 erzählt aber Mrs. BISHOP, daß sie diese Pflanze im wilden Zustande angetroffen hat in den Wäldern Westchinas, und auch Dr. HENRY, der Entdecker von *Archangiopteris*, scheint sie nicht zu weit von dort, nämlich in Südwest-China, wild gefunden zu haben. *Ginkgo* ist also jetzt endemisch in China; in Japan ist sie überall angepflanzt, und zwar haben wir hier, wie die große Verbreitung, welche *Ginkgo*, sowie das verwandte Genus *Baiera* im Tertiär hatte, zeigt, mit Endemismus durch Konservation in ENGLERschem Sinne zu tun.

Ginkgo ist ein Baum von mehr oder weniger pyramidaler Form, welcher eine Höhe von mehr als 30 m erreichen kann. Das größte Exemplar, welches FORTUNE (Three years Wanderings in the Northern Provinces of China, London 1847) sah, war 100 Fuß hoch und hatte 28 Fuß im Umfang in einer Höhe von 6 Fuß über der Erde.

Die Rinde ist glatt und dunkelgrau. Nach dem japanischen Botaniker FUJI, der die schönen Exemplare von verschiedenem Habitus im Leidener botanischen Garten sah, haben die männlichen Exemplare — *Ginkgo* ist diöcisch — steiler aufsteigende Zweige als die weiblichen.

Bis jetzt hat in Leiden nur noch ein weibliches Exemplar geblüht, und dieses hat in der Tat wenig steil aufstrebende Zweige.

Der Grund, daß *Ginkgo*, die das Klima West- und Mitteleuropas, wie die schönen Exemplare in Kew, Leiden, Jena und Wien zeigen, um von den in südlichen Gärten wie Montpellier nicht zu reden, gut verträgt, sogar großer Kälte zu widerstehen vermag, so selten Samen bildet, liegt daran, daß so selten blühfähige männliche und weibliche Exemplare zusammen vorkommen, eine Schwierigkeit, welche JACQUIN zu überwinden wußte durch das Pfropfen eines weiblichen Zweiges auf einen männlichen Baum in Wien, welcher jetzt sehr dicke Zweig alljährlich die eigentümlichen, an langgestielte Pflaumen erinnernden Samen in großer Zahl produziert.

Am auffallendsten an *Ginkgo* sind gewiß die dreieckigen, oft durch einen medianen Einschnitt mehr oder weniger zweilappigen Blätter,

welche an gewisse Farnblätter erinnern, was seinen Ausdruck findet in dem häufigen Synonym *Salisburya adiantifolia.*

Die Nervatur ist fächerförmig mit wiederholter Dichotomie, aber ohne seitliche Anastomosen; infolgedessen vertrocknen longitudinale Blattstreifen, wenn man einige Nerven durchschneidet, wie mir BEIJERINCK in seinem Garten in Delft demonstrierte. Die Blätter kommen sowohl zerstreut an Langtrieben wie an den Spitzen von Kurztrieben vor, letztere können unter Umständen zu Langtrieben auswachsen, die Blattstellung wird dann $^3/_5$. Der Baum trägt nämlich Lang- und Kurztriebe, etwa wie *Larix.* Die Blätter fallen im Herbst ab, so daß der Baum winterkahl ist, wie auch einige andere *Coniferen*, nämlich *Larix*, *Pseudolarix*, *Glyptostrobus* und *Taxodium.*

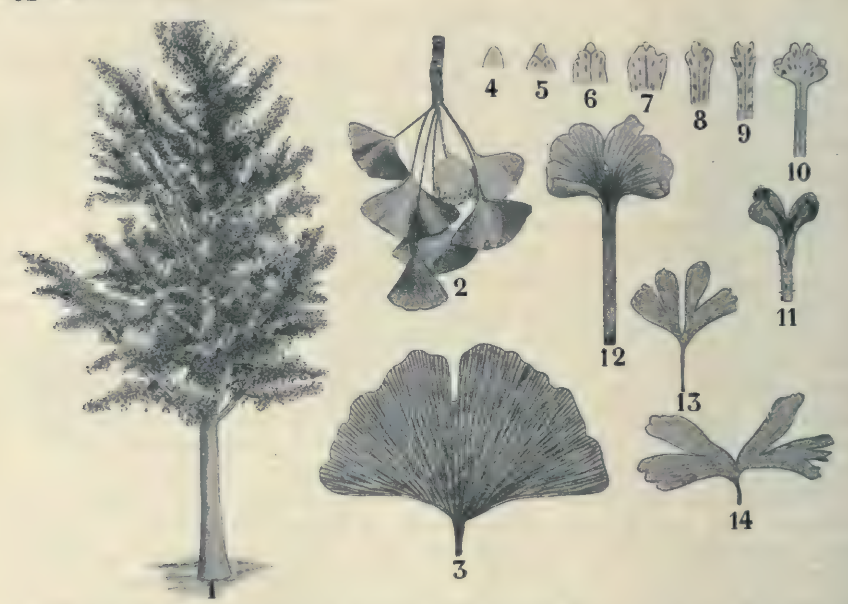


Fig. 549. Ginkgo biloba. 1 Habitus eines jungen Baumes, nach einer Photographie von HALLIER, im botanischen Garten zu Tokio aufgenommen. 2 Beblätterter Kurztrieb mit reifem Samen, nach COULTER und CHAMBERLAIN. 3 Blatt, die Nervatur zeigend, nach v. WETTSTEIN. 4—10 Allmählicher Uebergang von Knospenschuppen in Laubblätter aus einer Knospe einer etwa 20 cm hohen Keimpflanze. 11, 12 Junge Laubblätter. 13, 14 Stark verzweigte Blätter. 4—12 nach SEWARD.

Betrachten wir zunächst die

Kotyledonen.

Sie haben sehr ungleiche Größe, das größte ist schwach zweilappig, während das kleinste von einem Einschnitt etwa bis zur Hälfte in zwei Lappen zerlegt wird. An der Spitze sind sie verklebt, nicht verwachsen. denn ein jeder behält seine eigene Epidermis. Im oberen Teile des Kotyledons sind zwei kleine Gefäßbündel vorhanden, eines in jedem Lappen, während unterhalb der Gabelung nur ein Gefäßbündel vorhanden ist. Auch in dem auf dem Querschnitt halbmondförmigen Kotyledonarstiele ist nur ein Gefäßbündel, ein mesarches, vorhanden. Nach TUBEUF sind die Kotyledonen hypogäisch.

Blattschuppen.

Die Knospen sind von Schuppen geschützt, die äußeren Schuppen einer Endknospe eines Langtriebes bestehen in ihrem oberen Teile ausschließlich aus verkorktem Gewebe; bei den mehr nach innen gelegenen Knospenschuppen sind nur 3 oder 4 periphere Schichten von Korkzellen vorhanden, während bei gewissen Knospenschuppen auch das Phellogen selber verkorkt. Die Knospenschuppen entwickeln sich nach und nach von dreieckigen Gebilden zu kleinen Blättchen mit einer, wenn auch kleinen, doch deutlichen Lamina. Der Petiolus wie der untere Teil der Lamina sind mit wolligen Haaren bedeckt.

Blätter.

Auch die Stiele der jungen Blätter sind dicht behaart; bei älteren Blättern ist diese Behaarung auf die Basis des Petiolus beschränkt. Die flaumige Behaarung der jungen Blätter erinnert an die junger *Cycas*-Blätter. Das erwachsene Blatt besitzt einen langen schlanken Stiel. Die Lamina ist breit keilförmig, der Rand wellig und das Blatt mehr oder weniger zweilappig, zumal bei den Blättern der Langtriebe.

Die Nervatur ist vom *Cyclopteriden*-Typus: die längste Ader in der rechten und linken Blatthälfte läuft dem Rande parallel und bildet wiederholt gegabelte Zweige, welche fächerförmig nach dem oberen Rande der Lamina verlaufen. Kurze Schleimkanäle nehmen ihren Ursprung in den Gabeln der Nerven und sind oft mit bloßem Auge als kurze dunkle Streifen im Mesophyll sichtbar. Mehrere Male gespaltene Blätter können bisweilen an Langtrieben gebildet werden, und diese sind interessant, weil dergleichen Blattformen bei fossilen Arten normal vorkommen.

In den Blattstiel treten, wie bei *Lyginodendron*, den *Cycadeen* und *Cordaiten*, 2 Blattbündel ein, der bekannte „double leaftrace" dieser Gruppen.

Jede doppelte Blattspur läuft durch 4 Internodien im Stamme herab, bevor sie zu einem Teil der Stele wird. Im jungen Stamm stehen die kollateralen Gefäßbündel so wie bei den *Coniferen*, in einem Ring, das in gewöhnlicher Weise gebildete sekundäre Holz besteht aus getüpfelten Tracheiden, ebensowenig wie bei den *Coniferen* sind darin Gefäße vorhanden.

Die männlichen Blüten

bilden Kätzchen in den Achseln der Blätter der Kurztriebe. Sie können von denen von *Cordaites* abgeleitet werden, wenn man annimmt, daß das Kätzchen von *Ginkgo* dem anscheinenden Staubblatt von *Cordaites* homolog ist. Der ganze männliche Kurztrieb von *Ginkgo* wäre dann der männlichen Infloreszenz von *Cordaites* homolog (Figur auf S. 777). Normal trägt jedes Mikrosporophyll zwei, wahrscheinlich marginale Mikrosporangien, bisweilen gibt es deren aber auch 3 oder 4, und die überzähligen stehen auf der Unterseite der mehr oder weniger schildförmig gewordenen Lamina des Sporophylls. Die Mikrosporangien springen mittels eines Längsrisses auf, die Pollenkörner haben eine mediane Einsenkung und erinnern am meisten an *Cycadeen*-Pollen. In der Achse des Kätzchens sind 9 oder 10 Gefäßbündel auf dem Umrisse einer Ellipse angeordnet vorhanden. Im Mikrosporophyll verläuft **ein** Bündel. In reifem Zustande sind mehrere Zellen im Innern des Pollens vorhanden.

Die weiblichen Blüten

stehen ebenfalls in den Achseln der Blätter an der Spitze der Kurztriebe. Es sind stielförmige Organe, welche normal an ihrer Spitze zwei Makrosporangien tragen.

Man kann dieses Organ verschieden auffassen, man kann es als ein einfaches Sporophyll betrachten, welches aus einem Laubblatte dadurch entstanden ist, daß von jedem Blattlappen nur ein kleiner Teil, der Ring, unter jedem Makrosporangium übrig blieb, während der Rest zum Makrosporangium wurde, oder wohl besser, daß er infolge der Entwickelung des Makrosporangiums nicht gebildet wurde, oder man kann annehmen, daß der Stiel die Achse eines Strobilus ist, der normal nur

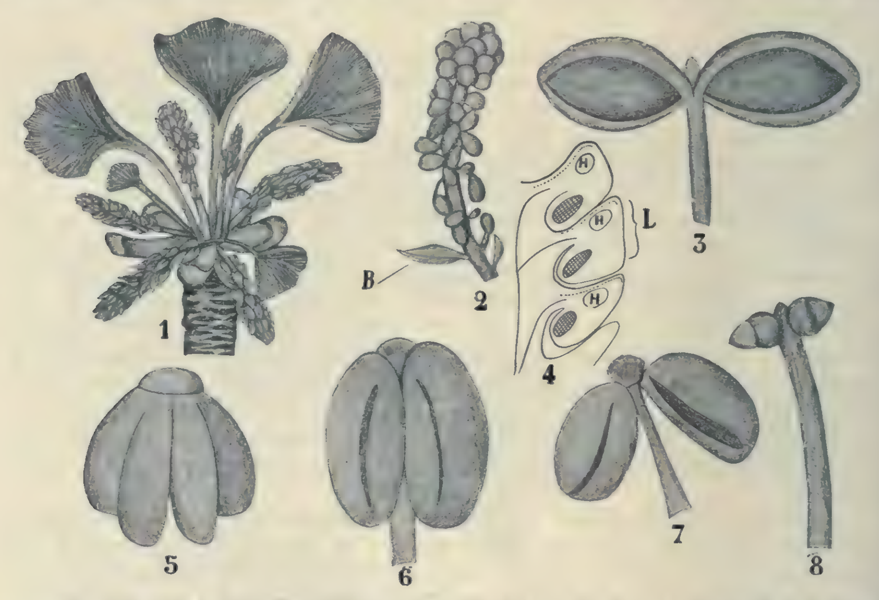


Fig. 550. Männliche Fruktifikation von Ginkgo biloba. 1 Kurztrieb mit männlichen Blüten, nach v. WETTSTEIN. 2 Männliche Blüte. B Braktee. 3 Stamen mit zwei aufgesprungenen Pollensäckchen. 2, 3 nach SEWARD. 4 Teil eines Längsschnittes durch eine männliche Blüte, nach GÖBEL. Drei Staubblätter sind getroffen; das sporogene Zellgewebe ist schraffiert. L Lamina, H Harzräume; durch Schraffierung sind die Oxalatdrüsen angedeutet. 5 Vier Pollensäcke an einem Filament, nach SEWARD. 6, 7 Staubblätter, nach RICHARD. 8 Weibliche Fruktifikation, nach RICHARD.

ein Paar je auf einen Ring reduzierte Sporophylle bildet, deren jedes ein Sporangium trägt.

Mir scheint nun, daß wir im konstanten Vorkommen eines doppelten Blattbündels in dem Stiel des *Ginkgo*-Blattes ein Mittel haben, um dies zu entscheiden. Ist das ganze Makrosporangien tragende Organ einem Laubblatte homolog, so müssen wir 2 Gefäßbündel im Stiele finden; in der Tat aber sind darin 4 Gefäßbündel vorhanden, und wir haben es also mit einem 2 Blätter tragenden Strobilus zu tun.

In abnormen Fällen kommen mehrere Makrosporangien tragende Stiele auf der Achse des Strobilus vor. Da jedes von ihnen 2 Bündel enthält, und jedes nur ein Sporangium trägt, so ist wohl kaum zu bezweifeln, daß jedes das Homologon eines Blattes ist, und daß wir also die

weibliche Blüte von *Ginkgo* als einen Strobilus, der weiblichen Blüte von *Cordaites* homolog, auffassen müssen, der ganze weibliche Kurztrieb ist dann auch hier der Infloreszenz von *Cordaites* (Figur auf S. 777) homolog.

Bei den normalen Blüten ist der Stiel des Ovulums, der, wie SEWARD nachwies, die doppelte Blattspur enthält, sehr kurz; in abnormen Blüten kann er sich verlängern. Der Ring unter jedem Ovulum ist wohl als ein Rest der Blattlamina aufzufassen.

Die Entwickelung des Makrosporangiums ist fast ganz wie bei den *Cycadeen*; auch hier wird zunächst ein vielzelliges Archespor differenziert. Integument und Pollenkammer sind wie bei den *Cycadeen* vorhanden, auch hier ist im Integument eine harte innere und eine fleischige äußere Schicht differenziert.

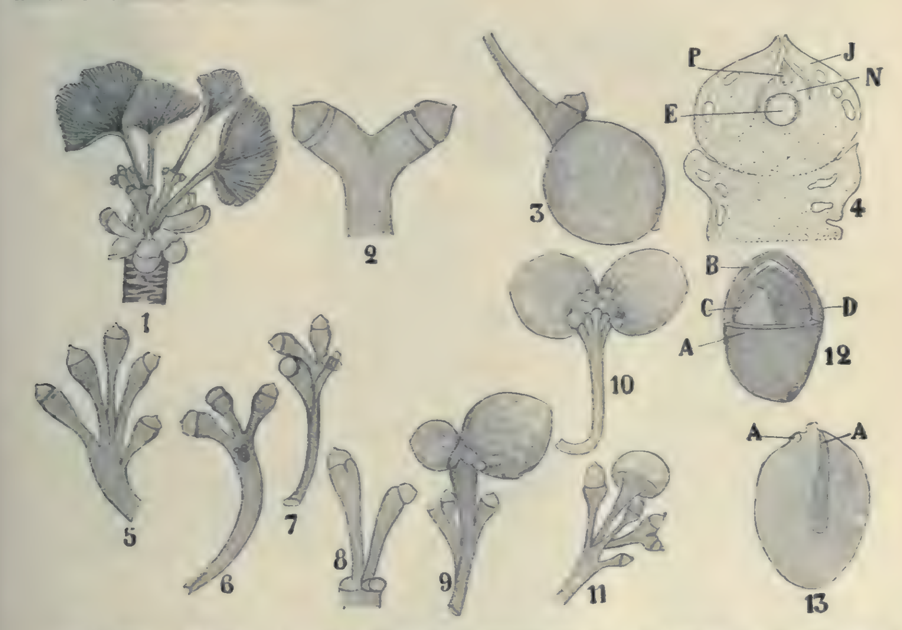


Fig. 551. Ginkgo biloba, weibliche Fruktifikation. 1 Kurztrieb mit weiblichen Blüten. 2 Eine weibliche Blüte. 3 Reifer Samen. 1—3 nach v. WETTSTEIN. 4 Samenanlage im Längsschnitt, nach COULTER und CHAMBERLAIN. N Nucellus, E Prothallium, P Pollenkammer, J Integument. 5—9 Abnorme weibliche Blüten mit mehreren Sporophyllen. 10 Weibliche Blüte mit 2 großen Ovulis. 5—10 Nach SEWARD. 11 Blüte mit zahlreichen Samenlagen, nach RICHARD. 12 Same. A Fleischige Testa, B holzige Testa, C Rest des Nucellus, D Prothallium. 13 Prothallium eines abgefallenen Samens im medianen Längsschnitt. A Archegon, A' Embryo.

Die Entwickelung des Prothalliums und der Archegonien — meistens gibt es von letzteren 2, bisweilen auch mehrere — findet ganz wie bei den *Cycadeen* statt, sogar bis auf die Spezialisierung einer zur Ernährung des Eies dienenden Schicht von Prothalliumzellen um das Archegon herum.

Zwischen der Pollinierung und dem Reifen des Eies verlaufen etwa 20 Wochen.

Die Keimung der Mikrosporen verläuft ebenfalls wie bei *Cycas*, nur wird hier, wie bei den *Coniferen*, zunächst eine ephemere schmale, linsenförmige Zelle abgeschnitten, eine Prothalliumzelle, welche später nur noch als eine Spalte in der dicken Mikrosporenwand sichtbar ist. Erst

darauf wird die persistierende Prothalliumzelle, genau so wie bei den *Cycadeen*, abgeschnitten. Auch hier dient die andere vegetative Prothalliumzelle, die Schlauchzelle, nur als Haustorium, welches sich reichlich verzweigt, und ebensowenig wie bei *Cycas*, treten die auch hier in ähnlicher Weise gebildeten Spermatozoen je in diesen Schlauch ein.

Kurz vor der Befruchtung bildet, im Gegensatz zu *Cycas*, das Prothallium zwischen den beiden Archegonien einen Fortsatz, der die Spitze der Pollenkammer unterstützt, die gekeimten Mikrosporen also vor Druck schützt.

Oft entwickelt sich der Embryo erst in dem abgefallenen Samen, bisweilen aber auch, wie HIRASE nachwies, schon auf dem Baume.

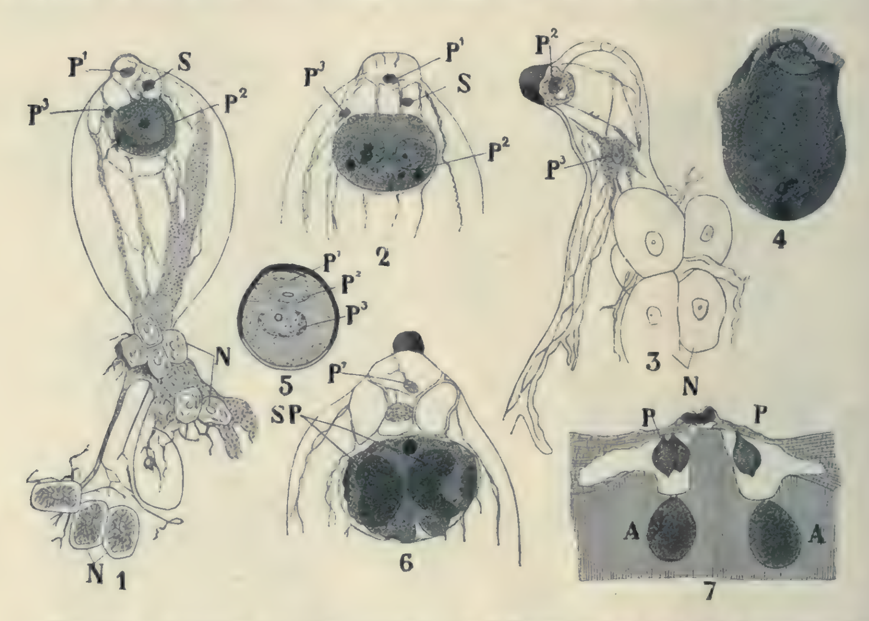


Fig. 552. Ginkgo biloba, Bildung des Pollenschlauches und der Spermatozoiden, nach HIRASE. 5 Pollenkorn mit vegetativer (P^3), antheridialer (P^2) und einer rudimentären Prothalliumzelle (P_1). 3 Pollenkorn nach dem Austreiben des in das Nucellargewebe N eindringenden Pollenschlauches. 7 Oberster Teil des Nucellus mit 3 Pollenkörnern P, A Eizellen. 1, 2, 6 Nachfolgende Stadien der Spermatozoidenbildung im Pollenschlauch. S Stielzelle, SP Spermatozoen. 4 Reifes Spermatozoid.

Auch hier ist die Embryoentwickelung noch nicht in allen Details bekannt. Die Zygote fängt ihre Entwickelung, wie bei den *Gymnospermen* üblich, mit wiederholter Teilung ihres Nucleus an. Statt eine parietale Schicht zu bilden, wie bei den *Cycadeen*, oder eine basale Gruppe, wie bei den *Coniferen*, füllen sie den ganzen Raum der sich vergrößernden Zygote aus, wie dies nach den Untersuchungen WIELANDS auch bei den *Bennettiteae* der Fall gewesen zu sein scheint.

Ein Suspensor wird nicht gebildet, in welcher Hinsicht *Ginkgo* von den *Cycadeen* und *Coniferen* verschieden ist, die ganze Masse differenziert sich zum Embryo. Wir sehen also, daß *Ginkgo* sehr stark ausgesprochene *Cycadeen*-Eigenschaften hat und leicht an die *Cordaiten* angeschlossen werden kann, oder man kann sich vorstellen, daß sie mit den *Cordaiten* aus den *Cycadofilices* hervorgegangen sei.

Früher hielt man die *Ginkgoales* für *Taxaceae*, das zeigt wohl, daß beiden Gruppen manche Eigenschaft gemeinsam ist, und so liegt die Möglichkeit auf der Hand, den Anschluß der *Taxaceen* an die *Ginkgoales* zu versuchen.

Das liegt aber außer dem Rahmen dieses Bandes, der nur die *Zoïdogamia* behandeln soll. Die *Taxaceae* bilden nämlich keine Spermatozoen mehr, sondern ihre männlichen Geschlechtszellen sind auf unbewegliche Kerne reduziert und treten in den nicht länger als Haustorium, sondern als Kopulationsorgan fungierenden Pollenschlauch ein. Die männliche x-Generation hat also hier die Reduktion erreicht, welche sie weiter bei allen höheren Pflanzen beibehalten wird, die Befruchtung ist von einer zoidogamen eine siphonogame, die Landpflanze endlich auch in ihrer Befruchtung von flüssigem Wasser unabhängig geworden.

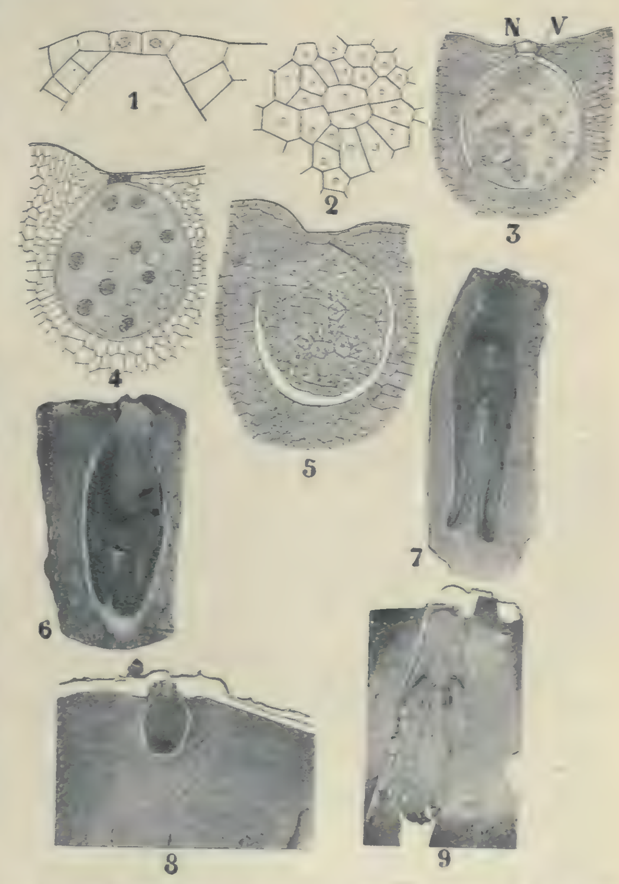


Fig. 553. Embryobildung bei Ginkgo biloba. 1—5 nach STRASBURGER, 6—8 nach COULTER und CHAMBERLAIN. 1 Längsschnitt des Archegoniumhalses. 2 Querschnitt desselben. 3 Archegon kurz vor der Befruchtung, den Eikern N und die Bauchkanalzelle V zeigend. 4 Freie Kerne, aus den ersten Teilungen des Zygotenkernes hervorgegangen. 5 Aelteres Stadium, die Zygote vielzellig geworden. 8 Junger Embryo. 6 Aelteres Stadium, die Kotyledonen zeigen. 7 Ein noch älteres Stadium, mehrere junge Blätter an der Plumula zeigend. 9 Teil eines fast reifen Embryos mit auffallenden Harzkanälen im Stengel, Kotyledonen und Blättern.

Klein Ehze (Almen), 22. September 1908.

Literatur.

Erste Vorlesung. **Einleitende Bemerkungen über die Archegoniaten.**

Goebel, K., *1906. Archegoniatenstudien. X. Beiträge zur Kenntnis australischer und neuseeländischer Bryophyten. Flora,* ***96****, p. 1—230.*

Zweite Vorlesung. **Beschreibung der Lebensgeschichte eines Mooses.**

Boodle L. A., *1906. The Monoecism of Funaria hygrometrica Sibth. Annals of Botany,* ***20****, p. 293.*

Bower and **Gwynne-Vaughan**, *1905. Practical Botany for beginners.*

Braithwaite, *1882—1895. The British Mossflora.*

Brotherus, *1903—1909. Bearbeitung der Laubmoose in Engler und Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien.*

Bruch und **Schimper**, *1836—1851. Bryologia europaea.*

Campbell, D. H., *1905. The structure and development of Mosses and Ferns, 2. edition, Newyork and London, Macmillan & Co., 8°, 657 pp.*

Errera, L., *1887. Ueber Zellenformen und Seifenblasen. Biol. Centralblatt, 1888, p. 728—731.*

Goebel, K., *1882. Grundzüge der Systematik und speziellen Pflanzenmorphologie, Leipzig, Engelmann.*

— *1898—1901. Organographie der Pflanzen, insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen, Jena, Gustav Fischer.*

Leitgeb, *1874—1881. Untersuchungen über die Lebermoose, Graz, Leuschner & Lubensky.*

— *1868 und 1869. Wachsthum des Stämmchens von Fontinalis antipyretica und Sphagnum. Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wiss, 1868 und 1869.*

Lesquereux and **James**, *1884. Manual of the Mosses of North-America.*

Limpricht, K., *1895. Die Laubmoose Deutschlands in Rabenhorst, Kryptogamenflora, IV.*

v. Sachs, J., *Lehrbuch der Botanik, 4. Auflage.*

Schimper, W. Ph., *1858. Versuch einer Entwickelungsgeschichte der Torfmoose, Stuttgart 1885.*

Schöne, K., *1906. Beiträge zur Kenntnis der Keimung der Laubmoossporen und zur Biologie der Laubmoosrhizoide. Flora,* ***96****, p. 276—321.*

Sullivant, *1864. Icones Muscorum.*

van Tieghem, Ph., *1891. Traité de Botanique, 2. édition.*

de Wildeman, E., *1893. Etudes sur l'attachement des cloisons cellulaires. Mém. couronnées etc. publiées par l'Acad. roy. des Sciences etc. de Belgique.*

Dritte Vorlesung. **Die Lebensgeschichte eines leptosporangiaten Farnes.**

de Bary, A., *1877. Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig, Engelmann.*

Brebner, G., *1902. On the anatomy of Danaea and other Marattiaceae. Ann. of. Bot.,* ***16****, p. 517.*

Giesenhagen, K., *1903. Lehrbuch der Botanik, 3. Auflage, Stuttgart, Fr. Grub.*

Gwynne-Vaughan, D. T., *1897. On polystely in the Genus Primula. Ann. of Bot.,* ***11****, p. 307.*

Humphrey, J. E., *1894. Nucleolen und Centrosomen. Ber. D. Bot. Ges.,* ***12****, p. 108.*

Jeffrey, E. C., *1897. The morphology of the Central Cylinder in Vascular Plants. Report British Association, Toronto, p. 869.*

— *1902. The structure and development of the stem in Pteridophyta and Gymnosperms. Philos. Transactions Royal Soc.,* ***195****, p. 119.*

Kny, L., *1895. Entwickelung von Aspidium filix mas, I. Teil, Berlin 1895.*
v. Leszcyc-Suminski, *1848. Zur Entwicklung der Farnkräuter, Berlin.*
Luerssen, Chr., *1885. Grundzüge der Botanik, 4. Auflage, Leipzig, H. Haessel.*
— *1884—1889. Die Farnpflanzen oder Gefäßbündel-Kryptogamen in Rabenhorsts Kryptogamenflora.*
— *1879. Handbuch der systematischen Botanik.*
Massart, J., *1895. Un botaniste en Malaisie, Gand 1895. Extrait du Bull. de la Soc. roy. de botan. de Belgique,* **34.**
Matouschek, Fr., *1894. Die Adventivknospen an den Wedeln von Cystopteris bulbifera (L.) Bernh. Oesterr. bot. Zeitschrift,* **44**, *No. 4.*
Mettenius, *1860. Ueber Seitenknospen an Farnen, Leipzig 1860.*
Nägeli, *1844. Das Farn-Antheridium. Zeitschr. f. wiss. Bot.,* **1.**
Prantl, K., *1886. Lehrbuch der Botanik für mittlere und höhere Lehranstalten, Leipzig 1886.*
Rostowzew, *1894. Unters. betr. die Entwickelungsgeschichte und Keimung der Adventivknospen der Cystopteris bulbifera (L.) Bernh. Ber. d. D. bot. Ges., General-Vers.-Heft, 1894, p. 45.*
Sadebeck, R., *1898. Pteridophyta in Engler und Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien,* **1**, **4**, *p. 1—91.*
Schoute, J. C., *1902. Die Stelär-Theorie, Groningen, P. Noordhoff, 8°, 182 p.*
— *1906. Eine neue Art der Stammesbildung im Pflanzenreich (Hemitelia crenulata Mett.). Ann. d. Jardin bot. de Buitenzorg,* **20**, *p. 198—207.*
— *1906. Notiz über die Verästelung der Baumfarne. Ibid., p. 88—92.*
Strasburger, E., *1891. Ueber den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Histol. Beitr.,* **3**, *1891.*
v. Tieghem, Ph., *1891. Traité de Botanique, Paris, 2. éd.*
— *et* **Douliot, H.**, *1886. Sur les tiges à plusieurs cylindres centraux. Bull. de la Soc. bot. de France,* **33**, *1886.*
— *1890. Péricycle et péridesme. Journ. de Bot.,* **4**, *p. 433.*
— *et* **Douliot, H.**, *1886. Sur la polystélie. Ann. des Sc. nat. Bot., 7. série,* **3**, *p. 275.*

Vierte Vorlesung. **Das einfachste Moos und die einfachsten Farne.**

Bower, F. O., *1888. On some normal and abnormal developments of the Oophyte in Trichomanes. Ann. of Bot.* **1**, *p. 268.*
Braun, A., *1853. Ueber die Richtungsverhältnisse der Saftströme in den Zellen der Characeen. Monatsber. der Akad. d. Wiss., Berlin 1853.*
Davis, *1903. The origin of the Archegonium. Annals of Botany, 1903.*
Ernst, *1901. Ueber Pseudo-Hermaphroditismus und andere Mißbildungen der Oogonien bei Nitella syncarpa (Thuill.) Kützing. Flora, 1901.*
Goebel, K., *1902. Ueber Homologien in der Entwickelung männlicher und weiblicher Geschlechtsorgane. Flora, 1902.*
— *1892. Die einfachste Form der Moose. Flora, 1902, Ergänzungsband p. 92.*
Götz, *1899. Ueber die Entwickelung der Eiknospe bei den Characeen. Bot. Ztg., 1899, p. 1.*
Haberlandt, G., *1886. Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot.,* **17**, *p. 359.*
Hofmeister, W., *1862. The higher Cryptogamia. Ray Society, 1862.*
Holferty, G. M., *1904. The development of the Archegonium of Mnium cuspidatum. Bot. Gaz.,* **37**, *p. 106—126.*
Schenck, *1908. Ueber die Phylogenie der Archegoniaten und der Characeen. Englers Bot. Jahrb.,* **42.**
Schiffner, V., *1893—1895. Hepaticae in Engler und Prantl, Natürl. Pflanzenfam.,* **1**, *Teil 3, p. 1—44.*

Fünfte Vorlesung. **Die Hepaticae. I. Anthoceros.**

Campbell, D. H., *1908. Studies on some Javanese Anthocerotaceae II. Ann. of Botany,* **22**, *p. 91.*
— *1908. Supplementary notes to „Studies on some Javanese Anthocerotaceae“. Ibid., p. 330.*
— *1907. Studies on some Javanese Anthocerotaceae, I. Ibid.,* **21**, *p. 467.*
— *1906. Multiple Chromosomes in Anthoceros. Ibid.,* **20**, *p. 322.*
Davis, *1899. The Sporemothercell of Anthoceros. Bot. Gaz.,* **28**, *p. 89—108.*
Gayet, L. A., *1897. Recherches sur le développement de l'archégone chez les Muscinées. Ann. des Sc. nat., Bot., Série 8,* **3**, *p. 161—258.*
Goebel, K., *1906. Archegoniatenstudien. Anthoceroteen. Flora, 1906, p. 194—198.*
Gottsche, *1858. Uebersicht und kritische Würdigung der Leistungen auf dem Gebiete der Hepaticologie. Beil. z. Bot. Ztg., 1858, p. 10 ff.*

de Janczewski, Ed., *1872. Vergleichende Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte des Archegoniums. Bot. Ztg., 1872, p. 377.*
Lampa, Emma, *1902. Untersuchungen an einigen Lebermoosen. Sitzber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien,* ***111****, p. 447—489.*
— 1903. Ueber Anthoceros. Oesterr. Bot. Zeitschr., 1903, p. 437.
Lang, W. H., *1901. On apospory in Anthoceros laevis. Ann. of Bot.,* ***15****, p. 503—510.*
Lyon, Miss F. M., *1904. The evolution of the sex-organs of plants. Bot. Gaz.,* ***37****, p. 281—297.*
Mottier, *1894. Contributions to the life-history of Notothylas. Annals of Botany,* ***8****, p. 391.*
Pringsheim, N., *1876. Vegetative Sprossung der Moosfrüchte. Monatsber. d. k. Akad. d. Wiss., Berlin 1876, p. 425.*
— 1878. Sprossung der Moosfrucht und Generationswechsel der Thallophyten. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., ***11****, p. 1.*
Schiffner, V., *1893. Anthocerotaceae in Engler und Prantl,* ***1****, 3, p. 135—136.*
Stahl, E., *1876. Künstlich hervorgerufene Protonemabildung. Bot. Ztg., 1876, p. 689.*
Waldner, M., *1877. Entwickelung des Antheridium von Anthoceros. Sitzber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien,* ***75****, Abt. 1, 1877, p. 81—95.*

Sechste Vorlesung. **Hepaticae. II. Riccia, das Lebermoos mit der einfachsten 2x-Generation.**

Beer, R., *1906. On the development of the spores of Riccia glauca. Ann. of Bot.,* ***20****, p. 275.*
Bischoff, *1835. Bemerkungen über die Lebermoose, vorzüglich aus den Gruppen der Marchantieen und Riccieen. Nova Acta Ac. Leop.,* ***17****, p. 2.*
Garber, *1904. The life-history of Ricciocarpus natans. Bot. Gaz.,* ***37****, p. 161—177.*
Gottsche, Lindenberg et **Nees ab Esenbeck**, *1845. Synopsis hepaticarum, Serie V. Riccieae, Homburg 1845.*
Kny, L., *1875. Ueber Bau und Entwickelung der Riccieen. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot.,* ***5****, p. 364, Taf. 44—46.*
Leitgeb, *1879. Untersuchungen über die Lebermoose. IV. Die Riccieen. Mit 9 Tafeln.*
Lewis, *1906. The embryology and development of Riccia lutescens and Riccia crystallina. Bot. Gaz.,* ***41****, p. 109—138.*
Lindenberg, *1836. Monographie der Riccieen. Nova Acta Ac. Leop.,* ***18****, mit 19 Tafeln.*
Schiffner, V., *1893. Ricciaceae in Engler und Prantl,* ***1****, 3, p. 8—15.*

Siebente Vorlesung. **Hepaticae. III. Sphaerocarpus, das einfachste bekannte Lebermoos, und die Einteilung der Hepaticae.**

Bischoff, *1827. Beobachtungen über Sphaerocarpus Michelii. Nova Acta Physico-medica Acad. Caes. Leop. Carol. Natur. Curios.,* ***13****.*
Campbell, *1896. Notes on Sphaerocarpus. Erythea,* ***4****, p. 73.*
— 1896. The development of Geothallus tuberosus Campbell. Ann. of Bot., ***9****, p. 489.*

Achte Vorlesung. **Hepaticae. IV. Die Marchantiales.**

1. Riella.

Bory et **Durieu de Maisonneuve**, *1846—1849. Exploration scientifique de l'Algérie, Botanique, tab. 34.*
Cavers, F., *1903. A new species of Riella (R. capensis) from South Africa. Revue bryologique 1903, p. 81.*
Corbière. *Le Riella de l'Hérault. Revue bryologique,* ***29****, p. 109.*
Goebel, K., *1893. Zur Kenntnis der Entwickelung von Riella. Flora, 1893, p. 104.*
— 1898. Organographie der Pflanzen.
— 1895. Archegoniatenstudien. VI. Ueber Funktion und Anlegung der Lebermooselateren. Flora, 1895, p. 8.
— 1907. Archegoniatenstudien. XI. Weitere Untersuchungen über Keimung und Regeneration bei Riella und Sphaerocarpus. Flora, 1907, p. 192.
Gottsche, *1867. Schedulae zu Gottsche und Rabenhorst, Hepaticae. Europ. exsicc., No. 375.*
Hofmeister, W., *1854. Zur Morphologie der Moose. I. Entwickelungsgeschichte von Riella Reuteri. Ber. d. K. Sächs. Gesellsch. d. Wiss., mathem.-physik. Klasse,* ***22****, April 1854.*
Howe and **Underwood**, *1903. The genus Riella, with descriptions of new species from North America and the Canary Islands. Bull. Torr. bot. Cl.,* ***30****, April 1903.*
Husnot, *1875—81. Hepaticologia Gallica, Cahan.*
Kruch, R., *1890—91. Appunti sullo sviluppo degli organi sessuali e sulla fecundazione delle Riella Clausonis. Malpighia,* ***4****.*
Leitgeb, H., *1879. Untersuchungen über die Lebermoose, Heft IV.*

Müller, K., *1908. Bearbeitung der Lebermoose in Rabenhorsts Kryptogamenflora.*
Porsild, M. P., *1902. Sur une nouvelle espèce de Riella (subgen. nov.: Trabutiella) de l'Asie centrale. Botanisk Tidsskrift* **24.**
— *1903. Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung Riella. Flora, 1903, p. 431.*
Schiffner, V., *1886. Riella Battandieri Trabut n. sp. Bot. Centralbl.,* **27**, *1886.*
— *1893. Hepaticae in Engler und Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien.*
Solms-Laubach, H., Graf zu, *1903. Besprechung der Arbeit von Howe und Underwood. Bot. Ztg., 1903, II, p. 193.*
— *1904. Besprechung der Arbeit von Porsild. Bot. Ztg., 1904, II, p. 9.*
Stephani, *1899. Species Hepaticarum. Bulletin Herbier Boissier,* **7.**
Trabut, *1886. Riella Battandieri spec. nov. Revue bryologique,* **13.**
— *1887. Mousses et Hépatiques nouvelles d'Algérie. Revue bryologique,* **14.**
— *1891. Révision des espèces de Riella. Revue générale de Botanique,* **3.**

2. Ricciaceae.

Siehe für die Literatur die sechste Vorlesung.

3. Marchantiaceae.

Schiffner, V., *1893. Marchantiaceae in Engler und Prantl.*

4. Corsinieae.

Leitgeb, H., *Untersuchungen über die Lebermoose, Heft IV, p. 57—63, Taf. VI.*
Montagne, C., *1856. Sur le Boschia, nouveau genre de la famille des Hépatiques découvert au Brasil par M. Weddell. Bull. Soc. bot. de France,* **3**, *p. 572.*

5. Monocleae.

Campbell, D. H., *1898. The systematic position of the genus Monoclea. Bot. Gazette,* **25**, *p. 272—274.*
Gottsche, C. M., *1858. Ueber das Genus Monoclea. Bot. Ztg.,* **16**, *p. 281—287, 289—292, Taf. 7—8.*
Hooker, W. J., *1830. Monoclea crispata. Botanical Miscellanies,* **1**, *p. 117, Pl. 27.*
Johnson, D. S., *1904. The development and relationship of Monoclea. Bot. Gazette,* **38**, *p. 185—205, Pl. 16 and 17.*
Taylor, T., *1844. Hepaticae Novae Zelandiae. London Journ. Bot.,* **3**, *p. 574.*
— *1845. Hepaticae Antarcticae. Ibid.,* **4**, *p. 96.*

6. Targionieae.

Lang, W. H., *1905. On the morphology of Cyathodium. Annals of Bot.,* **19**, *p. 413—425, 2 Plates.*

7. Clevieae und Marchantieae.

Belajeff, W., *1894. Ueber Bau und Entwicklung der Antherozoiden, I. Flora, 1894, p. 1.*
Goebel, K., *1905. Zur Kenntnis der Verbreitung und der Lebensweise der Marchantiaceengattung Exormotheca. Flora, p. 244.*

Versehentlich im Texte nicht berücksichtigt. Verf. sagt am Ende:
„Kurz zusammengefaßt ist das Resultat obiger Notiz:
1) Exormotheca pustulosa (oder eine ihr in den vegetativen Merkmalen außerordentlich nahe stehende Form) wächst in Süditalien.
2) Der Thallus besitzt eine Menge von „Schleimzellen" in eigenartiger Verteilung.
3) Die Pflanze gehört zu den knöllchenbildenden Lebermoosen, und zwar entstehen Knöllchen teils als Ventralsprosse auf der Mittelrippe (wo sonst keine Sprossen auftreten), teils als Verdickungen des apikalen Teiles des Thallus."

Gottsche und **Rabenhorst**, *Hepaticae europaeae, No. 67, 347, 542, 615.*
Guignard, *1889. Développement et constitution des Anthérozoides. Revue générale de Bot.,* **1**, *p. 1.*
Ikeno, *Die Spermatogenese von Marchantia polymorpha. Beih. z. Bot. Centralbl.,* **15**, *p. 68.*
Kamerling, Z., *1894. Zur Biologie und Physiologie der Marchantiaceen. Flora, 1897, p. 42.*
Leitgeb, H., *1881. Untersuchungen über die Lebermoose, Heft VI.*

8. Marchantiaceen.

Limpricht, *1880. Die deutschen Sauteriaformen. Flora, p. 90.*
Lindberg, S. O., *1882. Monographia praecursoria Peltolepidis, Sauteriae et Cleveae.*

Massalongo, C., *1895. Sopra una Marchantiacea da aggiungersi alla Flora europea. Bull. Soc. bot. ital., No. 6, p. 154.*
Müller, K., *1908. Lebermoose in Rabenhorsts Kryptogomenflora.*
Nees von Esenbeck, *1838. Naturgeschichte der europäischen Lebermoose,* **4.**
— *und* **Bischoff,** *1830. Lunularia alpina und Corsinia lamellosa, zwei neue europäische Lebermoose. Flora,* **13**, *II, p. 1.*
Sauter, *1858—60. Ueber die Moosschätze des Untersberges. Flora, 1858, 1860.*
Schostakowitsch, W., *1894. Ueber die Reproduktions- und Regenerationserscheinungen bei den Lebermoosen. Flora, 1894, Ergänzungsband, p. 350—384 (Plagiochasma, p. 361).*
Solms-Laubach, H., Graf zu, *1897. Ueber Exormotheca, eine wenig bekannte Marchantiaceengattung. Bot. Ztg., 1897, p. 1—16.*
— *1899. Die Marchantiaceae, Cleveideae und ihre Verbreitung. Bot. Ztg., 1899, p. 15—37.*
Voigt, A., *1879. Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Marchantiaceen. Bot. Ztg., 1879, p. 749.*

Neunte Vorlesung. **Hepaticae. V. Die Metzgeriales.**

1. Metzgerioideae.

Müller, K., *1908. Hepaticae in Rabenhorsts Kryptogamenflora.*

2. Aneuraceae.

Campbell, D. H., *1905. Mosses and Ferns.*
Cavers, *1903. Asexual reproduction in Hepaticae. New Phytologist, p. 121, 155; 8 textfigures.*
Goebel, K., *1879. Wachsthum von Metzgeria und Aneura. Arb. des bot. Inst. Würzburg,* **2**, *p. 285.*
— *1882. Die Muscineen. Schenks Handb. der Botanik,* **2**, *1882.*
— *1898—1901. Organographie der Pflanzen.*
— *1895. Archegoniatenstudien. VI. Ueber Funktion und Anlegung der Lebermooselateren. Flora, 1895, p. 1—37.*
Kienitz-Gerloff, F., *1874. Vergleichende Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte des Lebermoossporogons. Bot. Ztg., 1874, p. 161.*
— *1875. Idem. Ibid., 1875, p. 777.*
Ruge, G., *1893. Beiträge zur Kenntnis der Vegetationsorgane der Lebermoose. Flora, 1893, p. 279.*

3. Metzgeriaceae.

Goebel, K., *1889. Ueber die Jugendzustände der Pflanzen. Flora, 1889, p. 15.*
— *1893. Archegoniatenstudien. V. Die Blattbildung der Lebermoose und ihre biologische Bedeutung. Flora, 1893, p. 425.*
— *1898. Archegoniatenstudien. VIII. Rückschlagbildungen und Sprossung bei Metzgeria. Flora, 1898, p. 69—74.*
— *1906. Metzgeria saccata in Archegoniatenstudien. X. Flora, 1906, p. 185.*
Leitgeb, H., *1872. Zur Morphologie der Metzgeria furcata. Mitt. d. naturw. Ver. f. Steiermark, 1872, mit 2 Taf.*
Strasburger, E., *Botanisches Praktikum.*

4. Codonoideae.

Schiffner, V., *1893. Codonoideae in Engler und Prantl,* **1**, *3, p. 56.*

5. Diplolaenaceae.

Campbell, D. H., *1895. Mosses and Ferns.*
Farmer, J. B., *1893. On the relations of the nucleus to spore-formation in certain liverworts. Proc. Roy. Soc. London,* **54**, *p. 478—480.*
— *1894. On Pallavicinia decipiens Mitten. Ann. Bot.,* **8**, *p. 35—52.*
— *1895. On spore-formation and nuclear division in the Hepaticae. Ann. Bot.,* **9**, *p. 469—523.*
— *1904. On the interpretation of the quadripolar spindle in the Hepaticae. Bot. Gaz.,* **37**, *p. 63—65.*
Goebel, K., *1893. Archegoniatenstudien. III. Rudimentäre Lebermoose, p. 82—110.*
— *1898—1901. Organographie.*
— *1906. Blyttia xiphioides in Archegoniatenstudien, X. Flora, 1906, p. 113.*
— *1906. Hymenophytum. Ibid., p. 170.*
Moore, A. C., *1903. The mitoses in the sporemothercell of Pallavicinia. Bot. Gaz.,* **36**, *p. 384—388.*

Moore, A. C., *1905. Sporogenesis in Pallavicinia. Bot. Gaz.*, **40**, *p. 82—94.*
Müller, K., *1908. Hepaticae in Rabenhorsts Kryptogamenflora.*

6. Haplolaenaceae.

Chamberlain, C. J., *Mitosis in Pellia. Bot. Gaz.*, **36**, *p. 29—51.*
Davis, B. M., *1901. Nuclear studies in Pellia. Ann. Bot.*, **15**, *p. 147—180.*
Goebel, K., *1895. Ueber Funktion und Anlegung der Lebermooselateren. Flora*, **80**, *p. 459—486.*
Leitgeb, H., *Untersuchungen über Lebermoose, Heft III.*

7. Codoniaceae.

a) Fossombronia.

Humphrey, H. B., *1906. The development of Fossombronia longiseta Aust. Ann. of Botany*, **20**, *1906, p. 83—107, Pl. V and VI.*
Leitgeb, H., *Untersuchungen über die Lebermoose, Heft III, p. 150—220.*

b) Treubia.

Goebel, K., *1891. Morphologische und biologische Studien, IV. Annales du Jardin botanique de Buitenzorg*, **9**, *1. Treubia, p. 1—10, 1 Pl.*
— *1898—1901. Organographie.*
— *1906. In Archegoniatenstudien, X. Flora, 1906, p. 187.*
Stephani, F., *1891. Treubia insignis Goebel. Hedwigia, 1891, p. 191.*

8. Haplomitriaceae.

Goebel, K., *1891. Morphologische und biologische Studien, IV. Ann. du Jardin bot. de Buitenzorg*, **9**, *2. Calobryum Blumei Nees, p. 11—25, 2 Pl.*

Zehnte Vorlesung. Die akrogynen Jungermanniales.

1. Die Epigonantheae.

Müller, K., *1906. Hepaticae in Rabenhorsts Kryptogamenflora.*
Schiffner, V., *1893. Hepaticae in Engler und Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien.*

1. Calypogeia.

Leitgeb, H., *1881. Die Stellung der Fruchtsäcke bei den geocalycen Jungermannien. Sitzber. d. k. k. Akad. d. Wiss. in Wien*, **83**, *1. Abt.*
Goebel, K., *1898—1901. Organographie.*
— *1906. Archegoniatenstudien, X. Flora, 1906, p. 150.*

2. Lethocolea.

Goebel, K., *1906. Archegoniatenstudien, X. Flora, 1906, p. 160—168.*

3. Acrobolbus.

Goebel, K., *1906. Archegoniatenstudien, X. Flora, 1906, p. 155—160.*

4. Tylimanthus.

Goebel, K., *1906. Archegoniatenstudien, X. Flora, 1906, p. 125—127, 132—138.*

Elfte Vorlesung. Die akrogynen Jungermanniales.

2. Die Trigonantheae.

Schiffner, V., *1893. Hepaticae in Engler und Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien.*

1. Cephalozia.

Spruce, R., *On Cephalozia, London 1882.*

2. Zoopsis.

Goebel, K., *1888. Morphologische und biologische Studien. I. Ueber epiphytische Farne und Muscineen. Ann. du Jardin bot. de Buitenzorg*, **7**, *p. 62.*
— *1893. Archegoniatenstudien. III. Rudimentäre Lebermoose. Flora, 1893, p. 93.*
Leitgeb, H., *1876. Ueber Zoopsis. Mitt. d. nat. Ver. für Steiermark, 1876.*
Lindberg, S. O., *On Zoopsis. Journal Linnean Society, 1874.*

3. Pteropsiella.

Goebel, K., *1893. Archegoniatenstudien. III. Rudimentäre Lebermoose. Flora, 1893, p. 84.*

4. Protocephalozia.

Goebel, K., *1893. Archegoniatenstudien. III. Rudimentäre Lebermoose. Flora, 1893, p. 88.*

5. Marsupidium.

Goebel, K., *1906. Archegoniatenstudien, X. Flora, 1906, p. 138—141.*

6. Kantia.

Gottsche, *1845. Ueber die Fruktifikation der Jungermanniae geocalyceae. Nova Acta Leop.-Car., 1845, 3 Tafeln.*

— *1880. Neuere Untersuchungen über die Jungermanniae geocalyceae. Abh. a. d. Geb. d. Naturw., herausg. v. Naturw. Ver. zu Hamburg, 1 Tafel.*

7. Sprucella.

Stephani, F., *1887. In Englers Jahrb., 1887.*

8. Anomoclada.

Goebel, K., *1906. Archegoniatenstudien, X. Flora, 1906, p. 127—131.*

Zwölfte Vorlesung. **Die akrogynen Jungermanniales.**

3. Die Ptilidioideae.

Schiffner, V., *1893. Hepaticae in Engler und Prantl.*

Goebel, K., *1906. Archegoniatenstudien, X. Flora, 1906, Isotachis, p. 141—150.*

Dreizehnte Vorlesung. **Die akrogynen Jungermanniales mit typisch zweilappig gefalteten Blättern.**

1. Scapanioideae.

Goebel, K., *1887. Morphologische und biologische Studien. Ann. du Jardin bot. de Buitenzorg,* **7**, *p. 31.*

— *1893. Die Blattbildung bei den Lebermoosen. Flora, 1893, p. 30.*

— *1903. Archegoniatenstudien, X. Flora, 1903, Balantiopsis, p. 151—155.*

— *1906. Archegoniatenstudien, X. Flora, 1906, Gottschea, p. 95—113.*

2. Raduleae.

Goebel, K., *1903. Archegoniatenstudien, X. Flora, 1903, Radula, p. 168—170.*

3. Physotieae.

Goebel, K., *1898—1901. Organographie, p. 87.*

Vierzehnte Vorlesung. **Die akrogynen Jungermanniales mit typisch zweilappig gefalteten Blättern.**

1. Jubuloideae.

Goebel, K., *1887. Morphologische und biologische Studien. Ann. d. Jardin bot. de Buitenzorg, 1887, p. 54—60.*

— *1889. Ueber die Jugendzustände der Pflanzen. Flora, 1889, p. 14.*

— *1893. Archegoniatenstudien. III. Rudimentäre Lebermoose, 1893, p. 94 (Metzgeriopsis).*

Schiffner, V., *1893. Hepaticae in Engler und Prantl.*

— *1898. Morphologie und systematische Stellung von Metzgeriopsis pusilla. Oesterr. bot. Zeitschr., 1898, p. 203 ff.*

Spruce, R., *1885. Myriocolea irrorata. Transactions Bot. Soc. Edinburgh,* **15**, *Tab. XXII.*

2. Frullanieae.

Schiffner, V., *1893. Hepaticae in Engler und Prantl.*

3. Madotheceae.

Schiffner, V., *1893. Hepaticae in Engler und Prantl.*

Fünfzehnte Vorlesung. **Die Laubmoose und deren Zerlegung in Sektionen.**

1. Allgemeines.

Fleischer, Max, *1900—1902. Die Musci der Flora von Buitenzorg, Leiden, E. J. Brill, 1902.*
Goebel, K., *1906. Archegoniatenstudien, X. Flora, 1906, p. 2—45.*
v. Wettstein, R., *1901. Handbuch der systematischen Botanik, Wien, Deuticke, 1901.*

2. Sphagnales.

Limpricht, G., *1885. Ueber die Porenbildung in der Stengelrinde von Sphagnum. Schlesische bot. Gesellsch., 1885, p. 199.*
— 1890. Die Laubmoose Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz. 1. Abteil. Sphagnaceae in Rabenhorst, Kryptogamenflora, Leipzig 1890.
Luerssen, C., *1885. Grundzüge der Botanik, Leipzig, Haessel, 1885.*
Müller, C. *(und* **Ruhland, W.**), *1898—1901. Die Laubmoose in Engler und Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien,* **1**, *3, p. 152—243.*
Oehlmann, *1898. Vegetative Fortpflanzung der Sphagnaceen. Inaug.-Diss. Freiburg, 1898.*
Nawaschin, S., *1890. Was sind eigentlich die sogenannten Mikrosporen der Torfmoose? Bot. Centralbl.,* **43**, *1890, p. 289.*
Waldner, *1887. Die Entwickelung der Sporogone von Andreaea und Sphagnum, Leipzig 1887.*

3. Andreaeales.

Berggren, *1867. Entwickelung der Andreaeaceen. Acta Univers. Lundens,* **4**.
Brotherus, V. F., *1901. Andreaeaceae in Engler und Prantl.*
Goebel, K., *1898—1901. Organographie.*
Campbell, D. H., *1905. Mosses and Ferns.*
Kühn, E., *1870. Zur Entwickelungsgeschichte der Andreaeaceen. Inaug.-Diss. Leipzig, 1870.*
Ruhland, W., *1901. Andreaeales in Engler und Prantl.*
Waldner, M., *1887. Die Entwickelung der Sporogone von Andreaea und Sphagnum, Leipzig 1887.*

4. Archidiales.

Brotherus, V. F., *1901. Archidiaceae in Engler und Prantl.*

5. Bryales.

Goebel, K., *1895. Ueber die Sporenausstreuung bei den Laubmoosen. Flora, 1895.*
Lantzius-Beninga, *1850. Zur Kenntnis des inneren Baues der ausgewachsenen Mooskapsel, insbesondere des Peristoms. Nova Acta Caes. Acad. Leopold.-Carol.,* **22**, *p. 555—604.*
Philibert, *1884. De l'importance du péristome pour les affinités naturelles des mousses. Rev. bryol., 1884, p. 49—52, 65—72.*
Ruhland, W., *1901. Bryales. Allgemeine Verhältnisse, in Engler und Prantl.*

Sechzehnte Vorlesung. **Die Archidonten.**

1. Dawsonioideae.

Brown, R., *1811. Some observations on the part of fructification in Mosses. Transaction Linnean Society,* **5**, *p. 312—324.*
— 1811. Characters and description of Lyellia. Miscellaneous works, **2**, *p. 331.*
Correns, C., *1899. Ueber Scheitelwachstum, Blattstellung und Astanlagen des Laubmoosstämmchens. Festschrift für Schwendener, Berlin 1899, p. 393.*
Goebel, K., *1906. Archegoniatenstudien, X. Flora, 1906, p. 2—45.*

2. Polytrichoideae.

Brotherus, V. F., *1904. Polytrichaceae in Engler und Prantl.*
Coesfeld, R., *1892. Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose. Bot. Ztg., 1892.*
Goebel, K., *1906. Archegoniatenstudien, X. Flora, 1906, p. 13—15.*
— 1881. Die Muscineen in Schenks Handbuch, p. 369.
Haberlandt, *1886. Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose. Pringsheims Jahrb. f. wiss. Botanik,* **17**.
Lorentz, *1867. Grundlinien zu einer vergleichenden Anatomie der Laubmoose. Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot.,* **6**.
Schimper, *1848. Recherches anatomiques et morphologiques sur les mousses. Strasbourg 1848.*
— 1837—42. Bryologia europaea.

Tansley *and* ***Chick****, 1901. Notes on the conducting system in Bryophytes. Ann. of Botany,* **15.**
Unger*, 1861. Beiträge zur Physiologie der Pflanzen. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. in Wien, Abt. II, 1861.*

3. Tetraphis.

Berggren*, 1870. Studier öfver mossornas bygnad och utveckling. II. Tetraphideae. Lunds Universit. Arsskrift, 1870.*
Correns, C.*, 1895. Ueber die Brutkörper der Georgia pellucida und der Laubmoose überhaupt. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.,* ***13****, p. 420.*
— 1899. Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane, Jena, G. Fischer, 1899.
Goebel, K.*, 1902. Ueber Regeneration im Pflanzenreich. Biol. Centralbl., 1902.*
— 1905. Allgemeine Regenerationsprobleme. Flora. Ergänzungsband, 1905, p. 408.
Jongmans, W. J.*, 1906. Ueber Brutkörper bildende Laubmoose. Inaug.-Diss. München. Georgia pellucida, p. 54—79.*
Ruhland, W.*, 1901. Musci in Engler und Prantl.*

Siebzehnte Vorlesung. **Schizodonten. Haplolepideae. Dicranaceales.**

1. Dicranaceae.

Brotherus, V. F.*, 1901. Dicranaceae in Engler und Prantl.*
Fleischer, Max*, 1900—1902. Die Musci der Flora von Buitenzorg, Leiden, E. J. Brill, 1902.*
Goebel, K.*, 1906. Archegoniatenstudien, X. Flora 1906, Dicnemonaceae, p. 45—60.*

2. Leucobryaceae.

Brotherus, V. F.*, 1901. Leucobryaceae in Engler und Prantl.*

3. Fissidentaceae.

Brotherus, V. F.*, 1901. Fissidentaceae in Engler und Prantl.*

Achtzehnte Vorlesung. **Schizodonten. Haplolepideae. Monocranaceales.**

Fleischer, Max*, 1900—1902. Die Musci der Flora von Buitenzorg, Leiden, E. J. Brill, 1902.*

Neunzehnte Vorlesung. **Schizodonten. Haplolepideae. Die Ditrichocranaceales und deren Beziehungen zu den Encalyptaceen.**

Fleischer, Max*, 1900—1902. Die Musci der Flora von Buitenzorg, Leiden, E. J. Brill.*
Goebel, K.*, 1895. Ueber die Sporenausstreuung bei den Laubmoosen. Flora, 1895, p. 461—486.*

Zwanzigste Vorlesung. **Schizodonten. Haplolepideae. Platycranaceales.**

Brotherus, V. F.*, 1902. Grimmiaceae in Engler und Prantl.*

Einundzwanzigste Vorlesung. **Diplolepideae. Epicranaceales und Schistostegaceae.**

1. Funariaceae.

Brotherus, V. E.*, 1903. Funariaceae in Engler und Prantl.*
Goebel, K.*, 1895. Ueber die Sporenausstreuung bei den Laubmoosen. I. Kleistocarpe Moose. Flora, 1895, p. 461—466.*

2. Disceliaceae.

Limpricht, K.*, 1890. Die Laubmoose in Rabenhorsts Kryptogamenflora.*

3. Voitiaceae.

Brotherus, V. F.*, 1903. Splachnaceae, Sektion Voitieae in Engler und Prantl.*

4. Splachnaceae.

Brotherus, V. F.*, 1903. Splachnaceae, Sektion Voitieae und Splachneae in Engler und Prantl.*
Vaizey, R. J.*, 1887. Transpiration in the Sporangium of Mosses. Annals of Botany,* **1***, p. 73.*
— 1890. On the morphology of the Sporophyte of Splachnum luteum. Ibid. **5***, p. 1.*

5. Splachnobryaceae.

Brotherus, V. F., 1902. *Pottiaceae in Engler und Prantl.*
Dixon, 1907. *A new species of Splachnobryum with notes on the Peristome. Journal of Botany, March 1907, p. 81.*
Hooker, *Didymodon splachnifolius in Musci exotici, p. 10.*
Jongmans, W. J., 1906. *Ueber Brutkörper bildende Laubmoose. Inaug.-Diss., München.*
Müller, K., 1847. *Dissodon in Genera Muscorum, Stück I.*
— 1869. *Splachnobryum. Verh. d. k. k. zool.-bot. Ges. d. Wiss. in Wien.*

6. Oedipodiaceae.

Berggren, 1873. *Om proembryots utveckling och bygnad hos slägtena Diphyscium och Oedipodium. Botan. Notiser, 1873.*
Jongmans, W. J., 1906. *Ueber Brutkörper bildende Laubmoose. Inaug.-Diss., München.*
Nyman, 1896. *Om bygnaden och utvecklingen af Oedipodium Griffithianum. Akad. Afhandl., Upsala 1896.*
Velenovsky. *Vergleichende Morphologie der Pflanzen,* **1**, *Prag.*

7. Schistostegaceae.

Brotherus, V. F., 1903. *Schistostegaceae in Engler und Prantl.*
Goebel, K., 1896. *Ueber Jugendformen von Pflanzen und deren künstliche Wiederhervorrufung. Sitzber. d. K. Bayer. Akad. d. Wiss., math.-phys. Kl., 1896.*
— 1898—1901. *Organographie der Pflanzen.*
Noll, F. *Ueber das Leuchten der Schistostega Osmundacea. Arb. aus d. bot. Instit. in Würzburg,* **3**, *p. 477 ff.*

Zweiundzwanzigste Vorlesung. Schizodonten. Diplolepideae. Metacranaceales und Bryoideae.

1. Drepanophyllaceae.

Brotherus, V. F., 1903. *Drepanophyllaceae in Engler und Prantl.*
Fleischer, Max, 1900—1902. *Die Musci der Flora von Buitenzorg, Leiden, E. J. Brill. 1902.*

2. Mitteniaceae.

Brotherus, V. F., 1903. *Mitteniaceae in Engler und Prantl.*
Goebel, K., 1906. *Archegoniatenstudien, X. Flora, 1906, p. 85, 86.*

3. Bryaceae.

Brotherus, V. F., 1903. *Bryaceae in Engler und Prantl.*

4. Leptostomaceae.

Brotherus, V. F., 1904. *Leptostomaceae in Engler und Prantl.*
Fleischer, Max, 1900—1902. *Die Musci der Flora von Buitenzorg.*
Goebel, K., 1906. *Archegoniatenstudien, X. Flora 1906, p. 60—62.*

5. Mniaceae.

Brotherus, V. F., 1904. *Mniaceae in Engler und Prantl.*

6. Calomniaceae.

Brotherus, V. F., 1904. *Calomniaceae in Engler und Prantl.*

7. Rhizogoniaceae.

Brotherus, V. F., 1904. *Rhizogoniaceae in Engler und Prantl.*
Goebel, K., 1906. *Archegoniatenstudien, X. Flora, 1906, p. 86—94.*

8. Aulacomniaceae.

Brotherus, V. F., 1904. *Aulacomniaceae in Engler und Prantl.*
Correns, C., 1897. *Vorläufige Uebersicht über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane. Ber. d. D. Bot. Ges., 1897, p. 374.*
— 1899. *Vermehrung der Laubmoose durch Brutkörper. Jena, Fischer, 1899.*
Goebel, K., 1898—1901. *Organographie, p. 361.*
Grevillius, R., 1898. *Ueber den morphologischen Wert der Brutorgane bei Aulacomnium androgynum (L.) Schwaegr. Ber. d. D. Bot. Ges.,* **16**, *p. 3.*

Jongmans, W. J., *1906. Ueber Brutkörper bildende Laubmoose. Inaug.-Diss., München.*
Müller, C., *1897. Ueber die Entwicklung der Brutkörper von Aulacomnium androgynum. Ber. D. Bot. Ges.,* ***15.***

9. Timmiaceae.

Brotherus, V. F., *1904. Timmiaceae in Engler und Prantl.*

10. Meeseaceae.

Brotherus, V. F., *1904. Meeseaceae in Engler und Prantl.*

11. Bartramiaceae.

Brotherus, V. F., *1904. Bartramiaceae in Engler und Prantl.*

12. Spiridentaceae.

Fleischer, Max, *1900—1902. Die Musci der Flora von Buitenzorg. Leiden, E. J. Brill, 1902.*

Dreiundzwanzigste Vorlesung. **Schizodonten. Diplolepideae. Metacranaceales. Isobryoideae.**

1. Eustichiaceae.

Brotherus, V. F., *1902. Orthotrichaceae pr. p. in Engler und Prantl.*

2. Orthotrichaceae.

Brotherus, V. F., *1902. Orthotrichaceae in Engler und Prantl.*

3. Erpodiaceae.

Brotherus, V. F., *1905. Erpodiaceae in Engler und Prantl.*

4. Fabroniaceae.

Brotherus, V. F., *1907. Fabroniaceae in Engler und Prantl.*

5. Entodontaceae.

Brotherus, V. F., *1907. Entodontaceae in Engler und Prantl.*

6. Hedwigiaceae.

Brotherus, V. F., *1905. Hedwigiaceae in Engler und Prantl.*

7. Fontinalaceae.

Brotherus, V. F., *1905. Fontinalaceae in Engler und Prantl.*

8. Crypheaceae.

Brotherus, V. F., *1905. Crypheaceae in Engler und Prantl.*

9. Leucodontaceae.

Brotherus, V. F., *1905. Leucodontaceae in Engler und Prantl.*

Vierundzwanzigste Vorlesung. **Metacranaceales. Neckeroideae.**

1. Allgemeines.

Fleischer, Max, *1906. Neue Familien, Gattungen und Arten der Laubmoose. Hedwigia 1906.*

2. Hookeriaceae.

Brotherus, V. F., *1907. Hookeriaceae in Engler und Prantl.*
Goebel, K., *1906. Archegoniatenstudien, X. Flora 1906; Hookeria, p. 70—76; Eriopus, p. 64—70.*

3. Hypopterygiaceae.

Brotherus, V. F., *1907. Hypopterygiaceae in Engler und Prantl.*
Goebel, K., *1906. Archegoniatenstudien, X. Flora 1906; Cyatophorum, p. 76—85.*

4. Nematoceae.

Brotherus, V. F., *1907. Nematoceae in Engler und Prantl.*
Goebel, K., *1888. Ueber epiphytische Farne und Muscineen. Ann. du Jardin bot. de Buitenzorg,* ***7****, p. 67.*
Fleischer, Max, *1900. Diagnose von Ephemeropsis Tjibodensis Goeb. Ann. du Jardin bot. de Buitenzorg,* ***17****, p. 68.*

5. Trachypodaceae.

Fleischer, Max, *1905. Neue Familien, Gattungen und Arten der Laubmoose. Hedwigia,* **45,** *1, p. 53—64.*

6. Leskeaceae.

Fleischer, Max, *1905—1906. Neue Familien, Gattungen und Arten der Laubmoose. Hedwigia,* **45, 46.**

7. Pterobryaceae.

Fleischer, Max, *1900—1902. Die Musci von Buitenzorg. Leiden, E. J. Brill.*
— *1905—1906. Neue Familien, Gattungen und Arten der Laubmoose. Hedwigia,* **45, 46.**

8. Pilotrichellaceae oder Meterioriaceae.

Fleischer, Max. *l. c.*

9. Neckeraceae.

Fleischer, Max. *l. c.*

10. Lembophyllaceae.

Brotherus, V. F., *1907. Lembophyllaceae in Engler und Prantl.*

11. Brachythecieae.

Loeske, L. *Zur Systematik der europäischen Brachythecien.*

12. Hypneae.

Loeske, L., *1906. Drepanocladus, eine biologische Mischgattung. Hedwigia,* **46,** *p. 300.*

13. Allgemeines.

Marschal, El. *und* **Em.,** *1907. Aposporie et sexualité chez les Mousses. Bull. de l'Acad. roy. de Belgique, No. 7.*

Fünfundzwanzigste Vorlesung. **Einleitung zu den Diploidales.**

Bower, F. O., *1908. The origin of a Land Flora, a theory based upon the facts of alternation. London, Mac Millan & Co.*
Celakovsky, *1901. Die Gliederung der Kaulome. Botanische Zeitung, 1901,* **59,** *Abt. I, p. 79—114.*
Delpino, *1883. Teoria generale della Fillotassi, Genova 1883.*
Douliot H., *1890. Recherches sur la croissance terminale de la tige des Phanérogames. Ann. des Sc. nat., Bot., 7. série,* **11,** *p. 283.*
— *1891. Recherches sur la croissance terminale de la tige et de la feuille chez les Graminées. Ibid.,* **13,** *p. 93.*
Farmer, J. Bretland, *and* **Digby, L.,** *1907. Studies in Apospory and Apogamy in Ferns. Annals of Botany,* **21,** *p. 161—197.*
Gaudichaud, *1841. Recherches générales sur l'organographie, la physiologie et l'organogénie des végétaux. Mém. de l'Académie des Sciences, Paris, 1841.*
Goebel, *1898—1901. Organographie der Pflanzen, Jena, Gustav Fischer.*
Goethe, Wolfgang, *1817. „Zur Morphologie", darin auch ein Wiederabdruck seines „Versuch, die Metamorphose der Pflanzen zu erklären" von 1790.*
Hofmeister, W., *1851. Vergleichende Untersuchungen.*
— *1863. Besprechung einer Arbeit Stenzels in Flora, 1863, p. 173.*
— *1868. Allgemeine Morphologie, Leipzig, p. 520.*
van Iterson, Jun. G., *1907. Mathematische und mikroskopisch-anatomische Studien über Blattstellungen nebst Betrachtungen über den Schalenbau der Miliolinen. Mit 16 Tafeln und 110 Textfiguren. Jena, Gustav Fischer, 1907.*
Jeffrey, E. C., *1900. Morphology of Central Cylinder in Angiosperms. Transactions Canadian Institute, 1900, p. 36.*
— *1902. Structure and development of Stem in Pteridophyta and Gymnosperms. Phil. Trans. Royal Soc. B.,* **195,** *p. 144.*
van Leeuwen-Reynvaan, T., Docters, *1908. Ueber eine zweifache Reduktion bei der Bildung der Geschlechtszellen und darauf folgende Befruchtung mittels zwei Spermatozoiden und über die Individualität der Chromosomen bei einigen Polytrichumarten. Recueil des Travaux Botaniques Neerlandaises,* **4,** *1908, p. 177—220.*
Lignier, O., *1903. Equisétales et Sphenophyllales. Leur origine filicinéenne commune. Extrait du Bulletin de la Société Linnéenne de Normandie, 5. série,* **7,** *Caen 1903.*
v. Nägeli, C., *1884. Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre, München und Leipzig, R. Oldenbourg, p. 447—448.*

Potonié, H., *1903. Ein Blick in die Geschichte der botanischen Morphologie und die Pericaulomtheorie. Erweiterter Abdruck aus der Naturwissenschaftlichen Wochenschrift N. F.* **2**, *der ganzen Reihe* **18**, *Jena, Gustav Fischer, 1903.*
Schoute, J. C., *1902. Die Stelärtheorie, Groningen, P. Noordhoff, 1902.*
Scott, D. H., *1902. The old Wood and the New. New Phytologist, 1902.*
Solms-Laubach, H., Graf zu, *1887. Einleitung in die Paläophytologie, Leipzig 1887.*
Strasburger, E., *1907. Apogamie bei Marsilia. Flora, 1907, p. 123—192.*
Tansley, A. G., *1907—1908. Lectures on the evolution of the Filicinean Vascular System. New Phytologist 1907, p. 25, 53, 109, 135, 148, 187, 219, 253; ibid., 1908, p. 1, 29.*
— *and* **Chick**, *1901. Notes on the conducting system in Bryophytes. Annals of Botany,* **15**.
de Vries, Hugo, *1893. Over verdubbeling van Phyllopodien (avec un résumé en langue française). Botanisch Jaarboek Dodonaea, 5. Jaargang, p. 108—129, Gent 1893.*
Winkler, H., *1908. Ueber die Umwandlung des Blattstieles zum Stengel. Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot.,* **45**, *p. 1—82.*
Wolff, C. F., *1759. Ueber den Aufbau der höheren Pflanzen, vergl. Potonié, Pericaulomtheorie p. 8.*

Sechsundzwanzigste Vorlesung. **Die Biciliaten. I. Lycopodiales. a) Lycopodiaceae.**

de Bary, A., *1858. Ueber die Keimung der Lycopodien. Ber. d. Naturf. Ges. z. Freiburg i. B., März 1858.*
Bertrand, *1885—1886. Phyloglossum Drummondi. Archives bot. du Nord de la France, 1885—1886.*
Bower, F. O., *1885. On the development and morphology of Phylloglossum Drummondii. Transact. Roy. Phil. Soc. London, 1885.*
— *1894. Studies on the morphology and development of spore producing members. Transact. Roy. Phil. Soc. London,* **185**, *1894.*
— *1908. The origin of a Land Flora, London, Mac Millan & Co., 1908.*
Bruchmann, H., *1898. Ueber die Prothallien und die Keimpflanzen mehrerer europäischer Lycopodien und zwar über die von Lycopodium clavatum, L. annotinum, L. complanatum und L. Selago, Gotha, F. A. Perthes, 1908.*
— *1908. Das Prothallium von Lycopodium complanatum L. Bot. Ztg., 1908, p. 169—181.*
Fankhäuser, J., *1873. Ueber den Vorkeim von Lycopodium. Bot. Ztg., 1873, No. 1.*
Goebel, K., *1887. Ueber Prothallien und Keimpflanzen von Lycopodium inundatum. Bot. Ztg., 1887.*
— *1898—1901. Organographie der Pflanzen, Jena, Gustav Fischer.*
Hegelmaier, *1872. Zur Morphologie der Gattung Lycopodium. Bot. Ztg., 1872, p. 840.*
Hofmeister, *1851. Vergleichende Untersuchungen höherer Kryptogamen, 1851, p. 126.*
Jones, *1905. The morphology and anatomy of the Genus Lycopodium. Transactions Linnean Society, March 1905.*
Lang, W., *1899. The Prothallus of Lycopodium clavatum L. Annals of Botany,* **13**, *1899.*
Lyon, F., *1904. The evolution of the sex-organs of Plants. Bot. Gaz.,* **37**, *p. 280—293.*
— **H. L.**, *1905. A new Genus of Ophioglossaceae. Bot. Gaz.,* **40**, *p. 455—458.* (Botrychium obliquum to be put in the new Genus Sceptridium.)
Pritzel, *1900. Lycopodiaceae in Engler und Prantl, Natürl. Pflanzenfam.,* **1**, *Abt. 4.*
Saxelby, *1908. The origin of the roots in Lycopodium Selago. Ann. of Bot.,* **22**, *1908, p. 21 ff.*
Spring, *1841 und 1848. Monographie de la famille des Lycopodiacées. Mém. de l'Acad. roy. de Belgique, 1841 und 1848.*
Thomas, *1902. On the Prothallium of Phylloglossum. Proc. Roy. Soc. London,* **64**, *p. 285—291.*
Treub, M., *1884. Etudes sur les Lycopodiacées. I. Le prothalle du Lycopodium cernuum L. Annales du Jardin bot. de Buitenzorg,* **4**, *p. 107—135.*
— *1886. Etudes sur les Lycopodiacées. II. Le prothalle de Lycopodium Phlegmaria L. Ibid.,* **5**, *p. 87—115.*
— *1886. Etudes sur les Lycopodiacées. III. Le développement de l'embryon chez le Lycopodium Phlegmaria L. Ibid.,* **5**, *p. 115—133.*
— *1888. Etudes sur les Lycopodiacées. IV. Le prothalle du Lycopodium salakense. Ibid.,* **7**, *p. 141—146.*
— *1888. Etudes sur les Lycopodiacées. V. Les prothalles des Lycopodium carinatum, nummulariaefolium, et Hippuris. Ibid.,* **7**, *p. 146—149.*
— *1890. Etudes sur les Lycopodiacées. VI. L'embryon et la plantule du Lycopodium cernuum L. Ibid.,* **8**, *p. 1—15.*
— *1890. Etudes sur les Lycopodiacées. VII. Les tubercules radicaux du Lycopodium cernuum L. Ibid.,* **8**, *p. 14—23.*
— *1890. Etudes sur les Lycopodiacées. VIII. Considérations théoriques. Ibid.,* **8**, *p. 23—35.*
Wigglesworth, *1907. The young sporophytes of Lycopodium complanatum and L. clavatum. Ann. of Bot., 1907, p. 211.*

Siebenundzwanzigste Vorlesung. **Die Biciliaten. I. Lycopodiales. b) Lepidodendraceae.**

Binney, E. W., *1871. Observations on the structure of fossil Plants found in the carboniferous strata. Part II. Lepidostrobus.*

— *1872. Observations on the structure of fossil Plants found in the carboniferous strata. Part III. Lepidodendron, 1872. Palaeontograph. Soc., 1871—72.*

Bertrand, C. E., *1891. Remarques sur le Lepidodendron Hartcourtii de Witham. Trav. and Mém. Fac. Lille,* **2**, *Mém. 6, 1891.*

Bower, F. O., *1893. On the structure of the axis of Lepidostrobus Brownii Schpr. Ann. of Bot.,* **7**, *p. 329.*

Brown, Lady Isabel, *1908. The Phylogeny and Inter-Relationships of the Pteridophyta, a critical Résumé. New Phytologist,* **7**, *p. 93, 103, 150, 181, 230.*

Carruthers, W., *1869, 1870. On the structure of the stems of arborescent Lycopodiaceae of the Coalmeasures (Lepidodendron and Ulodendron) Month. Microsc. Journ.,* **2**, *1869, p. 177;* **3**, *1870, p. 144.*

Dawson, J. W., *1897. On the genus Lepidophloios as illustrated from the Coal Formation of Nova Scotia and New Brunswick. Proc. and Trans. Roy. Soc. Canada, Ser. 2,* **3**, *Sect. IV, p. 57.*

Fischer, F., *Zur Nomenklatur von Lepidodendron and zur Artkritik dieser Gattung. Abh. der K. Preuß. geol. Landesanst., N. F. Heft 39, 1904.*

Grand'Eury, C., *1889. Développement souterrain, semences et affinités des Sigillaires. C. R. Ac. Sc. Paris,* **108**, *p. 879 (Stigmaria).*

Hovelacque, M., *1892. Recherches sur Lepidodendron selaginoides Sternb. Mém. Soc. Linn. Normand.,* **17**, *pt. 1.*

Kidston, R., *1885. On the relationship of Ulodendron L. and H. to Lepidodendron Sternb., Bothrodendron L. and H., Sigillaria Brgnt. and Rhytidodendron Boulay. Ann. and Mag. Nat. Hist., Ser. 5,* **16**, *pp. 123, 162, 239.*

— *1885. On some new or little-known fossil Lycopods (Sigillaria and Lepidodendron from the carboniferous formation). Proc. Roy. Phys. Soc. Edinb.,* **8**, *p. 415, Ann. and Mag. Nat. Hist., Ser. 5,* **15**, *p. 357.*

— *1893. On Lepidophloios and on the British species of the Genus. Trans. Roy. Soc. Edinburgh,* **37**, *pt. 3, p. 539.*

Maslen, A. J., *1899. The structure of Lepidostrobus. Trans. Linn. Soc., London, Ser. 2, Bot.,* **5**, *pt. II, p. 357.*

Potonié, H., *Ueber ein Stammstück von Lepidophloios macrolepidotus Goldenberg (1862) mit erhaltener Struktur. Zeitschr. Deutsch. Geol. Gesellsch.,* **45**, *p. 330.*

— *1897—1899. Lehrbuch der Pflanzenpaläontologie mit besonderer Rücksicht auf die Bedürfnisse des Geologen, Berlin.*

Renault, B., *1881—1885. Cours de Botanique fossile,* **1—4**, *Paris.*

Schimper, W. P., *1869—1874. Traité de paléontologie végétale,* **1—3**, *et Atlas. Paris.*

Schenck, A., *1888. Die fossilen Pflanzenreste, Breslau 1888.*

Scott, D. H., *1900. Studies in Fossil Botany, London 1900.*

— *1908. Idem, second edition.*

Seward, A. C., *1898. Fossil Plants for Students of Botany and Geology,* **1**, *Cambridge 1898.*

Solms-Laubach, H., Graf zu, *Einleitung in die Paläophytologie vom botanischen Standpunkt aus, Leipzig 1887.*

Watson, *1908. The cone of Bothrodendron mundum (Will.). Mem. and. Proc. of the Manchester Literary and Philosoph. Soc.,* **52**, *1908.*

— *On the Ulodendroid scar. Ibid.,* **52**, *1908.*

Weiss, F. E., *1903. A biseriate Halonial branch of Lepidophloios fuliginosus. Trans. Linn. Soc. London, Ser. 2, Bot.* **6**, *Pt. 4, p. 217.*

— *1902. On Xenophyton radiculosum (Hick.) and on a Stigmarian rootlet probably related to Lepidophloios fuliginosus (Williamson). Mem. and Proc. Manchester Lit. and Phil. Soc.,* **46**, *Pt. III, No. 9.*

— *1902. The vascular branches of Stigmarian rootlets. Ann. of Bot.,* **16**, *p. 559.*

Williamson, W. C., *1887. A monograph on the morphology and histology of Stigmaria ficoides. Palaeontograph. Soc., 1887.*

— *On the organization of the Fossil Plants of the Coalmeasures. Parts I—XIX. Philos. Trans. Roy. Soc., 1871—1893.*

— *General, Morphological and Histological Index to the Author's Collective Memoirs on the Fossil Plants of the Coalmeasures. Parts I—III, 1891—1894. Mem. and Proc. Manchester Lit. and Phil. Soc., Ser. 4,* **4**, *p. 53, 1891;* **7**, *p. 91, 1893;* **8**, *p. 54, 1894.*

Zeiller, R., *1900. Eléments de Paléobotanique, Paris 1900.*

Zittel, K. A., *1890. Handbuch der Paläontologie, II. Paläophytologie, München und Leipzig.*

Achtundzwanzigste Vorlesung. **Die Biciliaten. I. Lycopodiales. c) Sigillariaceae.**

Bertrand, C. E., *1899. On the structure of the stem of a ribbed Sigillaria. Ann. of Bot.,* **13**, *p. 607.*

Heer, O., *1882. Ueber Sigillaria Preniana Römer. Zeitschr. Deutsch. Geol. Gesellsch.,* **34**, *p. 639.*

Kidston, R., *1896. On Sigillaria Brardii Brogn. and its variations. Proc. Roy. Phys. Soc. Edinb.,* **13**, *p. 233.*

— *1905. On the internal structure of Sigillaria elegans of Brogniarts „Histoire des Végétaux fossiles". Trans. Roy. Soc. Edinburgh,* **41**, *Pt. III, p. 533.*

Koehne, W., *1904. Sigillarienstämme, Unterscheidungsmerkmale, Arten, geologische Verbreitung etc. Abh. K. Preuß. Geol. Landesanstalt, N. F., Heft 43, 1904.*

Renault, B., *et* **Grand'Eury, C.**, *1876. Recherches sur les végétaux silicifiés d'Autun. I. Étude du Sigillaria spinulosa. Mém. sav. étr. Acad. sc.,* **22**, *No. 9.*

Solms-Laubach, H., Graf zu, *Ueber Stigmariopsis Grand'Eury. Dames und Kayser, Paläontol. Abh., N. F.* **2**, *Pt. 5.*

Weiss, E., *1887. Die Sigillarien der preußischen Steinkohlengebiete. I. Die Gruppe der Favularien. Abh. K. Preuß. Geol. Landesanstalt,* **7**, *1887.*

— *und* **Sterzel, J. T.**, *1893. Die Sigillarien der preußischen Steinkohlen- und Rothliegenden Gebiete. II. Die Gruppe der Subsigillarien. Abh. K. Preuß. Geol. Landesanstalt, N. F. Heft 2.*

Zalessky M., *1902. Sur quelques Sigillaires receuillies dans le terrain houiller du Donetz. Mém. Com. géol. Russie,* **17**, *No. 3.*

Zeiller, R., *1884. Cônes de fructification de Sigillaires. Ann. Sci. nat., Sér. 6, Bot.,* **19**, *p. 256.*

— *1889. Sur les variations de formes du Sigillaria Brardi Brogniart. Bull. Soc. géol. France, Sér. 3,* **17**, *p. 603.*

Neunundzwanzigste Vorlesung. **Die Biciliaten. I. Lycopodiales. d) Die Genera Bothrodendron, Spencerites, Mazocarpon, Lepidocarpon, Miadesmia und Pleuromeia.**

Benson, M., *1902. On a new seed-like Lycopodiaceous fructification. New Phytologist,* **1**, *1902.*

— *1908. The fructification of Miadesmia. Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B, 1908.*

Berridge, *1905. On two new specimens of Spencerites insignis. Ann. of Bot.,* **19**, *1905.*

Bertrand, *1895. Sur une nouvelle Centrodesmide de l'époque houillière. Assoc. franç. pour l'avancement d. Sciences, 23. session, Caen,* **2**, *p. 588.*

Fitting, H., *1907. Sporen im Buntsandstein — die Makrosporen von Pleuromeia? Ber. D. Bot. Ges.,* **25**, *p. 434—442.*

Scott, D. H., *1901. On the seed-like fructification of Lepidocarpon. Phil. Trans. Roy. Soc., Ser. B,* **194**.

— *1903. The origin of seed-bearing plants. A Lecture. Roy. Inst. Great Britain, May 15, 1903.*

— *1905. The early history of seed-bearing plants, as recorded in the Carboniferous Flora. (The Wilde Lecture.) Mem. and Proc. Manchester Lit. and Phil. Soc.,* **49**, *Pt. III, Mem. XII, 1905.*

— *1907. The present position of Palaeozoic Botany. Progressus Rei botanicae,* **1**, *p. 139—217.*

Solms-Laubach, H., Graf zu, *1899. Ueber das Genus Pleuromeia. Bot. Ztg.,* **57**, *p. 227 ff.*

Watson, D. M. S., *1908. The cone of Bothrodendon mundum. Mem. and Proc. Manchester Lit. and Phil. Soc.,* **52**, *Pt. 1.*

Dreißigste Vorlesung. **Die Biciliaten. I. Lycopodiales. e) Die Selaginelleae.**

Arnoldi, *1896. Die Entwickelung des weiblichen Vorkeimes bei den heterosporen Lycopodien. Bot. Ztg., p. 159.*

Bower, F. O., *1908. The origin of a Landflora, London 1908.*

Bruchmann, H., *1877. Die vegetativen Verhältnisse der Selaginelleen. Giebels Zeitschr. f. die gesamten Naturwissensch., 1877.*

— *1897. Untersuchungen über Selaginella spinulosa A. Br., Gotha 1897.*

— *1905. Von den Wurzelträgern der Selaginella Kraussiana A. Br. Flora, 1905, p. 150—166.*

— *1908. Vom Prothallium der großen Spore und der Keimesentwickelung einiger Selaginellaarten. Flora 1908, p. 12—51.*

— *1909. Von den Vegetationsorganen der Selaginella Lyallii Spring. Flora, 1909, p. 436—464.*

Campbell, D. H., 1902. *Studies on the gametophyte of Selaginella. Ann. of. Bot.*, **16**, *p. 419—428.*
— *1905. The structure and development of Mosses and Ferns, Newyork and London 1905.*
Fitting, H., 1900. *Bau und Entwickelungsgeschichte der Makrosporen von Isoetes und Selaginella. Bot. Ztg., 1900.*
Goebel, K., 1898—1901. *Organographie der Pflanzen, Jena, Gustav Fischer.*
— *1905. Morphologische und biologische Bemerkungen. 16. Die Knollen der Dioscoreen und die Wurzelträger der Selaginellen, Organe, welche zwischen Wurzeln und Sprossen stehen.*
Haberlandt, 1887. *Die Chlorophyllkörper der Selaginelleae. Flora,* **71**, *p. 291.*
Harvey-Gibson, 1902. *Contributions towards a knowledge of the anatomy of the genus Selaginella. Ann. of Bot.,* **16**, *p. 449—466.*
Heinsen, 1894. *Die Makrosporen und das weibliche Prothallium von Selaginella. Flora,* **78**, *p. 466 ff.*
Hieronymus, G., 1900. *Selaginellaceae in Engler und Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien.*
Hofmeister, 1851. *Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen, Leipzig.*
Lyon, F., 1901. *A study of the sporangia and gametophytes of Selaginella apus and S. rupestris. Bot. Gazette,* **32**.
Mettenius, 1850. *Beiträge zur Botanik.*
Pfeffer, 1870. *Die Entwickelung des Keimes der Gattung Selaginella. Bot. Abhandlungen, herausg. von J. Hanstein,* **1**.
Treub, 1877. *Recherches sur les organes de la végétation du Selaginella Martensii Spring, Leiden 1877.*
Wojenowic, 1890. *Beiträge zur Morphologie, Anatomie und Biologie der Selaginella lepidophylla. Inaug.-Diss. Breslau, 1890.*

Einunddreißigste Vorlesung. **Die Biciliaten. II. Die Psilotales.**

Baker, 1887. *Handbook of the Fern-allies, 1887.*
Bernatzky, J., 1899. *Beiträge zur Kenntnis der endotrophen Mykorhizen. Természetragzi Füzetek, Budapest 1899.*
Bertrand, C. Erg., 1881—1883. *Recherches sur les Tmésiptéridées. Archives botaniques du Nord de la France, 1881—1883.*
— *1883. Le type Tmésiptéridé. Bull. de la Soc. bot. de France,* **30**, *Paris 1883.*
— *1883. Note sur la nature morphologique des rameaux aériens des Psilotums adultes. Bull. de la Soc. bot. de France, 1883.*
Boodle, L. A., 1904. *Secondary Tracheids in Psilotum. New Phytologist, Febr. 1904.*
— *1904. On the occurence of secondary Xylem in Psilotum. Ann. of Bot.,* **18**, *p. 505—517.*
Bower, F. O., 1894. *Studies on the morphology of Spore-producing members, Equisetineae and Lycopodiaceae. Phil. Trans., 1894.*
— *1894. A theory of the Strobilus in Archegoniate plants. Ann. of Bot.,* **8**, *1894.*
— *Morphology of Spore-producing members. V. General comparisons and conclusions. Phil. Trans. Roy. Soc., Ser. B,* **196**, *p. 191.*
Campbell, D. H., 1895. *Mosses and Ferns, London 1895.*
Dangeard, M. P. A., 1890—1891. *Mémoire sur la morphologie et l'anatomie des Tmesipteris. Le Botaniste, Sér. 2, 1890—1891, p. 163.*
— *1890. Notes sur les Mycorrhizes endotrophiques. Le Botaniste, Sér. 2, p. 223.*
Ford, S. O., 1904. *The anatomy of Psilotum triquetrum. Ann. of Bot.,* **18**, *p. 589—605.*
Goebel, K., 1881. *Beiträge zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Sporangien. Bot. Ztg., 1881.*
— *1898—1901. Organographie der Pflanzen, Jena, Gustav Fischer.*
Jennings, V., and **Hall, A.**, 1895. *Notes on the structure of Tmesipteris. Proc. Roy. Irish Acad., 1895.*
Juranyi, L., 1871. *Ueber den Bau und die Entwickelung des Sporangiums von Psilotum triquetrum. Bot. Ztg., 1871.*
Kickx, J. J., 1880. *Note sur l'organe réproducteur du Psilotum triquetrum. Bull. de l'Acad. Roy. des Sciences de Belgique, Bruxelles 1880.*
Lang, W. H., 1904. *On a Prothallus provisionally referred to Psilotum. Ann. Bot.,* **18**, *1904.*
Lignier, O., 1903. *Equisétales et Sphenophyllales. Leur origine filicinéenne commune. Bull. de la Soc. Linn. de Normandie, Sér. 5,* **7**, *Caen 1903.*
Luerssen, Chr., 1874. *Die Farne der Samoa-Inseln. Mitt. aus dem Gesamtgeb. der Botanik, 1874.*
Nägeli, 1858. *Das Wachstum des Stammes. Beiträge zur wiss. Bot., Heft I.*
— und **Leitgeb**, 1868. *Entstehung und Wachstum der Wurzeln. Beiträge zur wiss. Bot., Heft IV, p. 73.*

Poirault, G., *1893. Recherches sur les Cryptogames vasculaires. Ann. Sc. nat. Bot., 1893.*
Prantl, *1876. Bemerkungen über die Verwandtschaftsverhältnisse der Gefäßkryptogamen und den Ursprung der Phanerogamen. Verh. der physik.-mediz. Gesellsch. zu Würzburg, 1876.*
Pritzel, *1900. Psilotaceae in Engler und Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien.*
Russow, E., *1872. Vergleichende Untersuchungen über die Histologie der Leitbündelkryptogamen. Mém. de l'Acad. de St. Pétersbourg, 1872.*
— 1875. Betrachtungen über das Leitbündel- und Grundgewebe, Dorpat 1875.
Schoute, J. C., *1902. Die Stelärtheorie, Groningen 1902.*
Scott, W. H., *1897. On Cheirostrobus, a new type of Fossil Cone from the Lower Carboniferous strata. Philos. Transactions, 1897.*
Solms-Laubach, H., Graf zu, *1884. Der Aufbau des Stockes von Psilotum triquetrum und dessen Entwickelung aus der Brutknospe. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg,* ***4****, 1884.*
Thomas, A. W. P., *1902. The affinities of Tmesipteris with the Sphenophyllales. Proc. Roy. Soc.,* ***69****, 1902.*
Vaughan-Jennings *vide* **Jennings.**

Zweiunddreißigste Vorlesung. **Die Polyciliaten. I. Die Articulaten. a) Die Sphenophyllales und Pseudoborniales.**

Kidston, R., *1891. On the fructification of Sphenophyllum trichomatosum Stur, from the Yorkshire Coalfield. Proc. Roy. Phys. Soc. Edinburgh,* ***11****, p. 56.*
Nathorst, A. G., *1902. Zur Oberdevonischen Flora der Bären-Insel. Svenska Vetensk. Akad. Handlingar,* ***36****, No. 3, Stockholm 1902.*
Potonié, H., *1894. Ueber die Stellung der Sphenophyllaceen im System. Ber. deutsch. bot. Gesellsch.,* ***12****, p. 97.*
Renault, B., *1873. Recherches sur l'organisation des Sphenophyllum et des Annularia. Ann. sc. nat., Bot., Sér. V,* ***18****, p. 5.*
Scott, D. H., *1898. On the structure and affinities of Fossil Plants from the Palaeozoic Rocks. Part I. On Cheirostrobus, a new type of fossil cone from the Lower Carboniferous Strata. Phil. Trans. Roy. Soc.,* ***189*** *B, p. 1.*
— 1900. Studies in Fossil Botany.
— 1905. On the structures and affinities of Fossil Plants from the Palaeozoic Rocks. V. On a new type of Sphenophyllaceous Cone (Sphenophyllum fertile) from the Lower Coalmeasures. Phil. Trans., ***198*** *B, p. 17—39.*
— 1907. The Present Position of Palaeozoic Botany. Progressus Rei Botanicae, I.
— 1908. Studies in Fossil Botany, 2. edition.
Solms-Laubach, H., Graf zu, *1895. Bowmanites Römeri, eine neue Sphenophylleen-Fruktifikation. Jahrb. k. k. geol. Reichsanst. Wien,* ***45****, p. 225.*
Zeiller, R., *1893, Etude sur la constitution de l'appareil fructificateur des Sphenophyllum. Mém. Soc. Géol. France, Sér. 3,* ***4****, Mém. No. 11.*

Dreiunddreißigste Vorlesung. **Die Polyciliaten. I. Die Articulaten. b) Die Equisetales.**

de Bary, A., *1877. Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne, Leipzig, Engelmann.*
Belajeff, W., *1898. Ueber die Cilienbildner in den spermatogenen Zellen. Ber. d. deutsch. bot. Ges.,* ***16****, p. 140.*
Binney, E. W., *1868. Observations on the structure of Fossil Plants found in the Carboniferous Strata. Pt. I. Calamites and Calamodendron. Palaeontograph. Soc., 1868.*
Bower, F. O., *1908. The Origin of a Land Flora.*
Butterworth, J., *1899. On the leaf-sheath surrounding the Nodes of some of the Calamites of the Lancashire Coal Measures. Mem. and Proc. Manchester Lit. and Phil. Soc.,* ***43****, Mem. 2.*
Campbell, D. H., *1905. Mosses and Ferns.*
Cash, W., *1888. On the fossil fructifications of the Yorkshire Coal Measures. No. 1. Calamostachys. Proc. Yorks. Geol. and Polyt. Soc.,* ***9****, p. 435. (Calomostachys Binneyana C. Casheana.)*
Cormack, B. G., *1893. On a cambial development in Equisetum. Ann. of Bot.,* ***7****. p. 63*
Duval, Jouve, *1864. Histoire naturelle des Equisetacées de France. Paris 1864.*
Fischer, E., *1893. Einige Bemerkungen über die Calamariengattung Cingularia. Mitt. naturf. Gesellsch. Bern, p. 1.*
Geinitz, H. B., *1898. Die Calamarien der Steinkohlenformation und des Rotliegenden im Dresdener Museum. Mitt. K. miner. geol. und prähist. Mus. Dresden,* ***14****, 1898.*

Goebel, K., *1880. Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Sporangien. Bot. Ztg., 1880.*
— *1898—1901. Organographie der Pflanzen, Jena, Gustav Fischer.*
Grand'Eury, C., *1877. Mémoire sur la Flore carbonifère du département de la Loire et du Centre de la France. Mém. sav. Acad. Sci.,* **24**, *No. 1.*
— *1890. Géologie et paléontologie du bassin houiller du Gard. Texte et Atlas, St. Etienne 1890.*
Gwynne-Vaughan, D. T., *1901. Remarks upon the nature of the stele of Equisetum. Ann. of Botany,* **15**, *p. 774.*
Hawkins, *1907. The development of the sporangium of Equisetum hiemale. Ohio Naturalist,* **7**, *p. 123—126, Pl. 9, 10, April 1907.*
Hick, T., *1893. Calamostachys Binneyana Schimp. Proc. Yorksh. Geol. and Polyt. Soc.,* **12**, *p. 279.*
— *1894. On the primary structure of the Stem of Calamites. Mem. and Proc. Manchester Lit. and Phil. Soc., Ser. 4,* **8**, *p. 158.*
Hickling, G., *1907. The anatomy of Palaeostachya vera. Ann. of Bot.,* **21**, *p. 369.*
Hofmeister, W., *1851. Vergleichende Untersuchungen, Leipzig.*
— *1852. Beiträge zur Kenntnis der Gefäßkryptogamen, I. Abh. d. K. sächs. Gesellsch. d. Wiss.,* **4**, *1852.*
Jeffrey, E. C., *1899. The development, structure and affinities of the genus Equisetum. Mem. Boston Soc. of Nat. Hist.,* **5**.
— *1901. Infranodal organs in Calamites and Dicotyledons. Ann. of Bot.,* **15**, *p. 135.*
Kidston, R., *1888. On a new species of Calamite from the Middle Coal Measures (Eucalamites [Calamites] brittanicus Weiss, Ms.). Ann. and Mag. Nat. Hist., Ser. 6,* **2**, *p. 129.*
— *1892. On the occurence of the genus Equisetum (E. Hemingwayi Kidst.) in the Yorkshire Coal Measures. Ann. and Mag. Nat. Hist., Ser. 6,* **9**, *p. 138.*
Lignier, O., *1903. Equisétales et Sphénophyllales. Leur origine filicinéenne commune. Bull. de la Soc. Linn. de Normandie, 5. sér.,* **7**, *Caen 1903.*
Luerssen, Chr., *1889. Die Farnpflanzen, in Rabenhorsts Kryptogamenflora, 2. Aufl., Leipzig 1889.*
Maslen, A. J., *The relation of Root to Stem in Calamites. Ann. of Bot.,* **19**, *p. 61.*
Milde, *1867. Monographia Equisetorum. Nova Acta Leop.-Carol. Acad.,* **32**, *1867.*
Osterhout, J. V., *1897. Ueber die Entstehung der karyokinetischen Spindel bei Equisetum. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot.,* **30**, *p. 159—168.*
Potonié, *1893. Aeußerer Bau der Blätter von Annularia stellata (Schlotheim) Wood etc. Verhandl. bot. Verein Prov. Brandenburg,* **34**, *p. 24, 1893.*
Renault, B., *1873. Recherches sur l'organisation des Sphenophyllum et des Annularia. Ann. Science nat. Bot., Sér., V,* **18**, *p. 5.*
— *1885. Recherches sur les végétaux fossiles du genre Astromyelon. Ann. sc. géol. (Mém. 2),* **16**.
— *1886. Nouvelles recherches sur le genre Astromyelon. Mém. Soc. Sc. nat. Saone et Loire,* **6**, *fasc. 2, p. 90.*
— *1896. Flore fossile du bassin houiller et permien d'Autun et d'Epinac, Pt. II, Paris 1896.*
Sadebeck, R., *1900. Equisetaceae in Engler und Prantl, Natürl. Pflanzenfamilien.*
Schimper, W. P., *1869—1874. Traité de paléontologie végétale.* **1—3** *et Atlas, Paris 1869—1874.*
Scott, D. H., *1908. Studies in Fossil Botany, 2. edition.*
Seward, A. C., *1898. Fossil Plants for Students of Botany and Geology,* **1**, *Cambridge 1898.*
Sterzel, J. T., *1882. Ueber die Fruchtähren von Annularia sphenophylloides Zenker sp. Ztschr. deutsch. geol. Ges.,* **34**, *p. 685.*
Thuret, G., *1851. Recherches sur les Zoospores des Algues et les Anthéridies des Cryptogames. Ann. d. Sc. nat., 3. série,* **16**, *1851.*
Weiss, C. E., *1876—1884. Beiträge zur fossilen Flora. Steinkohlen-Calamarien, mit besonderer Berücksichtigung ihrer Fruktifikation. Teil 1 und 2. Abh. geol. Spezialkarte v. Preußen u. d. Thüring. Staaten,* **2**, *T. 1, 1876,* **5**, *T. 2, 1884.*
Williamson, W. C., *1871. On a new form of Calamitean Strobilus from the Lancashire Coal Measures. Mem. Manchester Lit. and Phil. Soc., Ser. 3,* **4**, *p. 248.*
— *1871. On the structure of the Woody Zone of an undescribed form of Calamite. Mem. Manchester Lit. and Phil. Soc., Ser. 3,* **4**, *p. 155.*
— *1887. Organisation of the Fossil Plants of the Coal Measures. XIV. The fructification of Calamites. Phil. Trans.,* **69** *B, 1888, p. 47—57, Pls. VIII—XI.*
— *and* **Scott**, *1894. Further observations on the organisation of the Coal Measures. I. Calamostachys and Sphenophyllum. Phil. Trans.,* **75** *B, 1874, p. 863—959, Pls. LXXII—LXXXVI.*

Vierunddreißigste Vorlesung. **Die Polyciliaten. II. Die Isoetales.**

Belajeff, W., *1805. Die Antheridien und Spermatozoiden der heterosporen Lycopodineen. Bot. Ztg. 1885, p. 793.*

Bischoff, G. W., *1828. Die Rhizocarpen und die Lycopodeen, organographisch bearbeitet. Die kryptogamen Gewächse, 2. Lief., p. 61ff.*
Bower, F. O., *Studies in the morphology of spore-producing members. Equisetineae and Lycopodineae. Phil. Transact.,* **185** *B, 1895, p. 473.*
— *1894. A theory of the Strobilus in Archegoniate Plants. Ann. of Bot., 1894, p. 343.*
— *1908. The origin of a Land Flora.*
Braun, A., *1863. Ueber die Isoetes-Arten der Insel Sardinien, nebst allgemeinen Bemerkungen über die Gattung Isoetes. Monatsber. K. Akad. d. Wiss. zu Berlin, 1863, p. 554.*
Campbell, D. H., *1891. Contributions to the Life History of Isoetes. Ann. of Bot.,* **5**, *p. 231.*
— *1905. Mosses and Ferns.*
Engelman, G., *1880. The genus Isoetes in North America. Transact. Acad. of Science St. Louis,* **4**, *p. 358.*
Farmer, J. B., *Preliminary note on the morphology and development of Isoetes lacustris L. Ann. of Bot.,* **3**, *p. 131.*
— *1889. On Isoetes lacustris L. Proc. Roy. Soc. London,* **45**, *p. 306.*
— *1891. On Isoetes lacustris L. Annals of Botany,* **5**, *p. 37.*
Fitting, H., *1900. Bau und Entwickelungsgeschichte der Makrosporen von Isoetes und Selaginella und ihre Bedeutung für die Kenntnis des Wachstums pflanzlicher Zellmembranen. Bot. Ztg., 1900, p. 107.*
Gay, J., *Voyage botanique au Caernarvonshire dans le North-Wales, fait en août 1862, en vue d'une étude particulière des Isoetes de cette contrée. Bull. Soc. bot. de France,* **10**, *p. 270.*
Goebel, K., *1880. Beiträge zur vergleichenden Entwickelungsgeschichte der Sporangien. Bot. Ztg., 1880, p. 545.*
— *1882. Grundzüge der Systematik und speziellen Pflanzenmorphologie.*
— *1884. Vergleichende Entwickelungsgeschichte der Pflanzenorgane. Schenks Handbuch der Botanik,* **3**.
Goebel, K., *1898—1901. Organographie der Pflanzen, Jena, Gustav Fischer.*
Hill, T. G., *1904. On the presence of a Parichnos in recent plants. Ann. of Bot.,* **18**, *p. 654.*
Hofmeister, W., *1855. Beiträge zur Kenntnis der Gefäßkryptogamen. I. Die Entwicklungsgeschichte der Isoetes lacustris. Abh. math.-phys. Kl. d. K. Sächs. Gesellsch. d. Wiss.,* **2**, *p. 123.*
Kienitz-Gerloff, F., *1881. Ueber Wachstum und Zellteilung und die Entwicklung des Embryos von Isoetes lacustris. Bot. Ztg.,* **39**, *p. 785.*
Mer, E., *1881. Du développement des sporanges et des spores dans l'Isoëtes lacustris. Bull. Soc. bot. de France,* **28**, *p. 109.*
— *1881. De l'influence des saisons sur la végétation et la réproduction de l'Isoetes lacustris. Bull. Soc. bot. de France,* **28**, *p. 72.*
Motelay, L., et **Vendryès,** *1882. Monographie des Isoëteae. Actes de la Soc. Linn. de Bordeaux,* **36**, *1882, p. 309.*
Müller, Karl, *1848. Geschichte der Keimung von Isoetes lacustris. Bot. Ztg., 1848, p. 297.*
Smith, R. Wilson, *1900. The structure and development of the sporophylls and sporangia of Isoetes. Bot. Gaz.,* **29**, *p. 225, p. 297.*
Tschistiakoff, J., *1873. Notice préliminaire sur l'histoire du développement des sporanges et des spores de l'Isoëtes Durieui Bory. Nuovo Giorn. bot. Italiano,* **5**, *p. 207.*
Vines, S. H., *1888. On the systematic position of Isoetes L. Ann. of Botany,* **2**, *p. 117.*

Fünfunddreißigste Vorlesung. **Die Polyciliaten. III. Die Filicales. a) Die Primofilices.**

Arber, N., *1906. On the past history of the Ferns. Annals of Botany,* **20**, *p. 216.*
Bertrand, C. Eg., et **Cornaille, F.,** *1902. Etude sur quelques caractéristiques de la structure des Filicinées actuelles. I. La masse libéro-ligneuse des Filicinés actuelles et ses principaux modes d'agencement dans la fronde. Travaux et Mémoires de l'Université de Lille,* **10**, *Lille 1902.*
— *La pièce quadruple des Filicinées et ses réductions. Bull. Soc. bot. de France,* **49**, *p. 81—86.*
— *1904. Les caractéristiques des traces foliaires tubicaules ou anachoroptéridiennes. C. R. Acad. d. Sc. Paris, 1. aout 1904.*
— *1904. Premières notions sur les caractéristiques des traces foliaires tubicaules ou anachoroptéridiennes. Bull. Soc. bot. de France,* **51**.
Bertrand, Paul, *1907. Caractéristiques de la trace foliaire de l'Ankyropteris bibractensis B. R. C. R. Acad. Sc. Paris, 10 juin 1907.*
— *1907. Principaux caractères de la fronde du Stauropteris oldhamia Binney. C. R. Acad. Sc. Paris, 8 juillet 1907.*
— *1907. Note sur les affinités des Zygoptéridées. C. R. de l'Assoc. franç. pour l'Avanc. des Sciences, Reims, août 1907.*

Bertrand, Paul, *1907. Classification des Zygoptéridées d'après les caractères de leurs traces foliaires. C. R. Acad. d. Sc. Paris, 4 nov. 1907.*
— *1908. Caractéristique de la trace foliaire dans les genres Gyropteris et Tubicaulis. C. R. Acad. d. Sc. Paris, 27 janv. 1908.*
— *1909. Études sur la fronde des Zygoptéridées, Lille (imprim. L. Danel), Text 8°, 286 pp. Atlas 4°, 16 tables.*
Binney, E. W., *1872. On a specimen of Stauropteris oldhamia. Proc. of the Manchester Lit. and Phil. Soc.*, **11**, *20 fevr. 1872.*
Kidston, R., *1908. On a new species of Dineuron and of Botryopteris from Pettycur. Fife. Transact. Roy. Soc. Edinburgh*, **46**, *Pt. II, No. 16.*
— *1908. On the origin of the adaxially-curved leaf trace in the Filicales. Proceed. Roy. Soc. Edinburgh*, **28**, *Pt. VI, No. 29.*
Mentzel, *1904. Beiträge zur Kenntnis der Dolomitvorkommen in Kohlenflötzen. Glückauf, 3. Sept. 1904.*
Potonié, H., *1895. Die Beziehung zwischen dem echt-gabeligen und dem fiederigen Wedelaufbau der Farne. Ber. deutsch. bot. Ges.*, **13**, *p. 244.*
— *1897. Lehrbuch der Pflanzenpaläontologie.*
— *1903. Zur Physiologie und Morphologie der fossilen Farn-Aphlebien. Ber. deutsch. bot. Ges.*, **21**, *p. 152.*
Renault, B., *1875. Recherches sur les végétaux silicifiés d'Autun et Saint-Etienne. Étude du genre Botryopteris. Ann. Sc. Nat., Bot., Sér. 6, I, p. 220 et III, p. 5, 1875—1876.*
— *1896. Flore fossile du bassin houiller et permien d'Autun et d'Epinac. Part II. Études Gîtes. Minér. France, 1896.*
Scott, D. H., *Studies in Fossil Botany.*
— *1904. Germinating spores in a Fossil Fern-Sporangium. New Phytologist*, **3**, *p. 18.*
— *1905. The Early History of Seed bearing Plants, as recorded in the carboniferous Flora. Mem. and Proceed. of the Manchester Lit. and Phil. Soc.*, **49**, *Mem 12.*
— *1905. The Sporangia of Stauropteris oldhamia Binney. New Phytologist*, **4**, *1905.*
— *1905. The occurence of germinating spores in Stauropteris oldhamia. New Phytologist*, **5**, *1906.*
— *1905. What were the carboniferous Ferns'. Journ. Roy. Microsc. Soc. for 1905, p. 137.*
Stenzel, G., *1889. Die Gattung Tubicaulis Cotta. Mitt. aus dem Kgl. min.-geol. Museum in Dresden, Heft 8, 1889.*
— *1896. Nachträgliche Bemerkungen zur Gattung Tubicaulis Cotta. Bot. Ztg.*, **54**.
Stopes, M. C., *1906. A new fern from the Coal Measures: Tubicaulis Sutcliffi spec. nov. Mem. and Proc. of the Manchester Lit. and Phil. Society*, **50**, *Pt. III.*
Tansley, A. G., *1907—1908. Lectures on the evolution of the Filicinean vascular system. New Phytologist, 1907—1908.*
Zeiller, R., *1888. Flore fossile du bassin houiller de Valenciennes, 1888, p. 41 et 117.*
— *1900. Éléments de Paléobotanique, Paris 1900.*
— *1907. Les végétaux fossiles et leurs enchaînement. Revue du Mois, 1907.*

Sechsunddreißigste Vorlesung. **Die Polyciliaten. III. Die Filicales. b) Die Osmundaceen.**

de Bary, A., *1877. Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig, Engelmann.*
Bower, F. O., *1908. The origin of a Land Flora.*
Brogniart, *Histoire des végétaux fossiles.*
Campbell, D. H., *1892. On the Prothallium and Embryo of Osmunda Claytoniana L. and O. cinnamomea. Ann. of. Bot.*, **6**, *p. 49.*
Carruthers, *1870. On the structure of a Fern stem from the Lower Eocene of Herne Bay etc. Quart. Journ. Geol. Soc. London*, **26**, *p. 349.*
Chandler, *1905. On the arrangement of the Vascular Strands in the „Seedlings" of certain Leptosporangiate Ferns. Ann. of Bot.*, **19**, *p. 406.*
Christ, H., *1897. Die Farnkräuter der Erde.*
Diels, L., *1900. Osmundaceae in Engler und Prantl.*
Faull, *1901. The anatomy of the Osmundaceae. Bot. Gazette*, **32**, *p. 418.*
Goebel, K., *Vergleichende Entwickelungsgeschichte der Pflanzenorgane in Schenks Handb. d. Botanik*, **3**, *1, p. 387.*
— *1898—1901. Organographie der Pflanzen, Jena, Gustav Fischer.*
Jeffrey, *1902. The structure and development of the Stem in the Pteridophyta and Gymnosperms. Phil. Trans. Roy. Soc. London*, **190**, *V, p. 127.*
Kidston, R., and **Gwynne-Vaughan, D. T.**, *1907. On the fossil Osmundaceae. Pt. I. Transact. Roy. Soc. Edinburgh*, **45**, *Part III (No. 27).*
— *1908. On the fossil Osmundaceae. Part II. Ibid.*, **46**, *Part II (No. 9).*

Kny, L., *1872. Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Farnkräuter. I. Entwickelung des Vorkeimes von Osmunda regalis L. Pringsh. Jahrb.,* ***8****, p. 1–14.*
Lachmann, *1889. Contributions à l'histoire naturelle de la racine des fougères, Lyon 1889.*
Luerssen, Chr., *1874. Zur Keimungsgeschichte der Osmundaceen, vorzüglich der Gattung Todea Willd. Schenck und Luerssens Mitteil. Gesamtgeb. d. Botanik,* ***1****, p. 459—477.*
Milde, *1868. Monographia generis Osmundae, Wien 1868.*
— 1868. Index Osmundarum. Bot. Ztg., 1868, p. 49.
Pettko, *1850. Tubicaulis von Ilia bei Schemnitz. Naturw. Abh. von W. Haidinger,* ***3****, p. 163.*
Prantl, K., *1875. Bemerkungen über die Verwandtschaftsverhältnisse der Gefäßkryptogamen und den Ursprung der Phanerogamen. Verh. Physik.-mediz. Gesellsch. Würzburg, 1875.*
Seward *and* **Ford,** *1902. The anatomy of Todea etc. Trans. Linn. Soc. London, Ser. 2,* ***6****, p. 254.*
Unger, *1854. Ein fossiles Farnkraut aus der Ordnung der Osmundaceen etc. Denkschr. d. k. Akad. d. Wissensch. in Wien,* ***6****, p. 137.*
Zenetti, *1895. Das Leitungssystem im Stamm von Osmunda regalis und dessen Uebergang in den Blattstiel. Bot. Ztg.,* ***53****, p. 53.*

Siebenunddreißigste Vorlesung. **Die Polyciliaten. III. Die Filicales. c) Die Leptosporangiaten. I. Gleicheniaceae.**

Boodle, L. A., *1901. On the anatomy of the Gleicheniaceae. Ann. of Bot.,* ***15****, p. 703.*
Bower, F. O., *1908. The origin of a Land Flora.*
Campbell, D. H., *1905. Mosses and Ferns.*
Diels, L. *(1900?). Gleicheniaceae in Engler und Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien.*
Goebel, K., *1898—1901. Organographie der Pflanzen, Jena, Gustav Fischer.*
Rauwenhoff, N. W. P., *1891. La génération sexuée des Gleicheniacées. Arch. Neerl.,* ***24****, p. 157—231.*
Tansley, A. G., *1905. Vascular System of Matonia pectinata. Ann. of Bot.,* ***19****, p. 479.*
— 1907—1908. Lectures on the evolution of the Filicinean Vascular System. New Phytologist, 1907—1908.

Achtunddreißigste Vorlesung. **Die Polyciliaten. III. Die Filicales. c) Die Leptosporangiaten. II. Matoniaceae.**

Bower, F. O., *1899. The Leptosporangiate Ferns. Philos. Trans. Roy Soc., B.,* ***192****.*
Diels, L. *und* **Potonié,** *1900? Matoniaceae in Engler und Prantl, Natürl. Pflanzenfamilien.*
Jeffrey, *1902. The structure and development of the stem in the Pteridophyta and Gymnosperms. Phil. Transact. Roy. Soc., B.,* ***195****.*
Ridley, *1901. The Flora of Mount Ophir. Journ. Roy. Asiatic Soc., Singapore Branch, 1901.*
Seward, A. C., *1899. The structure and affinities of Matonia pectinata. Phil. Transact., B.,* ***191****.*
Tansley *and* **Lulham,** *1902. On a new type of Fernstele. Ann. of Bot.,* ***16****.*
— 1905. A study of the Vascular System of Matonia pectinata. Ann. of Bot., ***19****.*
Wigglesworth, *1902. Notes on the Rhizome of Matonia pectinata. New Phytologist,* ***1****.*

Neununddreißigste Vorlesung. **Die Polyciliaten. III. Die Filicales. c) Die Leptosporangiaten. III. Schizaeaceae.**

Bauke, *1878. Beiträge zur Keimungsgeschichte der Schizaeaceen. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot.,* ***11****.*
Boodle, *1901. Anatomy of Schizaeaceae. Ann. of Bot.,* ***16****.*
Bower, F. O., *1889. Comparative examination of the meristems of Ferns. Ann. of Bot.,* ***3****, p. 305.*
— 1908. The origin of a Land Flora.
Britton *and* **Taylor,** *1901. Life-History of Schizaea pusilla. Bull. Torrey Bot. Club,* ***28****, p. 1.*
Burck, W., *1875. Sur le développement du prothalle des Aneimia comparé à celui des autres fougères. Archives Néerlandaises,* ***10****.*
Campbell, D. H., *1905. Mosses and Ferns.*
Diels, L. *and* **Potonié, H.,** *1900? Schizaeaceae in Engler und Prantl, Natürl. Pflanzenfamilien.*
Goebel, K., *1898—1901. Organographie der Pflanzen, Jena, Gustav Fischer.*

Heim, C., *1896. Untersuchungen über Farnprothallien. Flora, 1896, p. 329.*
Prantl, K., *1881. Untersuchungen zur Morphologie der Gefäßkryptogamen. II. Schizaeaceen.*
Rauter, *1870. Entwickelung der Spaltöffnungen von Aneimia und Niphobolus. Mitt. d. naturw. Vereins Steiermark,* **2**.
Raciborski, M., *1891. Ueber die Osmundaceen und Schizaeaceen der Juraformation. Englers Jahrb.,* **13**, *p. 1.*
Tansley, A. G., *1907—1908. Lectures on the evolution of the Filicinean Vascular System. New Phytol., 1907—1908.*
Thomas, A. P. W., *1902. An Alga-like Fernprothallium. Ann. of Bot.,* **16**, *p. 165.*
Zeiller, R., *1900. Eléments de Paléobotanique, Paris.*

Vierzigste Vorlesung. **Die Polyciliaten. III. Die Filicales. c) Die Leptosporangiaten. IV. Marsiliaceae.**

Belajeff, W., *1898. Ueber die männlichen Prothallien der Wasserfarne (Hydropterides). Bot. Ztg., 1898, p. 141—194.*
Bischoff, G. W., *1828. Die kryptogamischen Gewächse, Nüremberg 1828.*
Bower, F. O., *1884. Comparative morphology of the leaf of the Vascular Cryptogams and Gymnosperms. Phil. Trans.,* **175**.
— *1889. The comparative examination of the meristems of Ferns. Ann. Bot.,* **3**, *1889.*
Braun, A., *1870. Ueber Marsilia und Pilularia. Monatsber. Berl. Akad., 1870.*
Büsgen, M., *1890. Untersuchungen über normale und abnormale Marsilienfrüchte. Flora,* **73**, *1890.*
Campbell, D. H., *1892. On the prothallium and embryo of Marsilia vestita. Proc. Calif. Acad. Sc., 1892.*
— *1893. The development of the Sporocarp of Pilularia americana. Bull. Torrey Bot. Club,* **20**.
— *1904. Affinities of the Ophioglossaceae and Marsiliaceae. Amer. Naturalist,* **381**, *p. 761—775.*
— *1905. Mosses and Ferns.*
Goebel, K., *1882. Ueber die „Frucht" von Pilularia globulifera. Bot. Ztg., 1882.*
— *1898—1901. Organographie der Pflanzen, Jena, Gustav Fischer.*
Hanstein, J., *1862. Ueber eine neuholländische Marsilia. Monatsber. Berl. Akad., 1862.*
— *1865. Die Befruchtung und Entwickelung der Gattung Marsilia. Pringsh. Jahrb.,* **4**, *1865.*
— *1866. Pilulariae globuliferae generatio cum Marsilia comparata, 1866.*
Hofmeister, W., *1862. On the germination, development and fructification of the higher Cryptogamia. Ray Soc., London 1862.*
Johnson, D. S., *1898. On the leaf and sporocarp of Marsilia quadrifolia L. Ann. of Bot.,* **12**, *1898.*
— *1898. On the leaf and sporocarp of Pilularia. Bot. Gaz.,* **26**, *p. 1.*
Juranyi, L., *1880. Ueber die Gestaltung der Frucht bei Pilularia globulifera. Bot. Centralbl.,* **1**.
Klein, L., *1884. Vergleichende Untersuchungen über Vegetationspunkte dorsiventraler Farne. Bot. Ztg., 1884.*
Mettenius, G., *1846. Beiträge zur Kenntnis der Rhizocarpeen. Frankfurt a. M. 1846.*
Meunier, A., *1887. La Pilulaire. Etude anatomico-génétique du sporocarpe chez la Pilularia globulifera. La Cellule,* **4**, *1887.*
Poirault, G., *1890. Recherches d'histogénie végétale. Mém. de l'Acad. Imp. de St. Pétersbourg,* **37**, *1890.*
Sadebeck, R., *1900? Marsiliaceae in Engler und Prantl, Natürl. Pflanzenfamilien.*
Shaw, W. R., *Parthenogenesis in Marsilia. Bot. Gaz., 1897, p. 114—117.*
Strasburger, E., *1907. Apogamie bei Marsilia. Flora, 1907, p. 123—192.*
Valentine, *1841. Observations on the structure and development of the organs of Pilularia globulifera. Trans. Linn. Soc. London,* **18**.

Einundvierzigste Vorlesung. **Die Polyciliaten. III. Die Filicales. c) Die Leptosporangiaten. IV. Gradaten.**

a) Loxsomaceae.

Bower, F. O., *1908. The origin of a Land Flora.*
Fournier, E. *Le genre Loxsoma. Bull. de la Soc. bot. de France,* **20**, *Session extraord., p. 20.*
Gwynne-Vaughan, D. F. *Observations on the anatomy of Solenostelic Ferns. I. Loxsoma. Ann. of Bot.,* **15**.

b) Hymenophyllaceae.

van den Bosch, *1861. Eerste Bijdrage tot de kennis der Hymenophyllaceae. Versl. en Meded. K. Academie Amsterdam, Deel 9.*

Bower, F. O., *1887. Preliminary note on the formation of gemmae on Trichomanes alatum. Ann. of Botany,* **1**, *No. 2.*

— *1888. On some normal and abnormal developments of the Oophyte in Trichomanes. Ann. of Botany,* **1**.

— *1889. Attempts to induce aposporous development in Ferns. Ann. of Botany,* **2**.

—, *On apospory and production of gemmae in Trichomanes Kaulfussii Hk. et Grev. Ann. of Botany,* **8**.

— *1908. The origin of a Land Flora.*

Burck, W., *1874. Over de ontwikkelingsgeschiedenis en den aard van het indusium der varens. Diss. Leiden.*

Giesenhagen, K., *1890. Die Hymenophyllaceen. Flora, 1890.*

Glück, H., *1896. Die Sporophyllmetamorphose. Flora,* **80**.

Goebel, K., *1887. Morphologische und biologische Notizen. Ann. du Jardin bot. de Buitenzorg,* **7**.

— *1892. Ueber die Geschlechtsgeneration der Hymenophyllaceen. Flora, 1892, Ergänzungsband.*

v. Jancewski, Ed. et Rostafinski, J., *1875. Note sur le prothalle de l'Hymenophyllum tunbridgense. Mém. de la Soc. nat. des Sc. nat. de Cherbourg,* **19**, *1875.*

Lachmann, P., *1866. Structure de la racine des Hymenophyllacées. Bull. Soc. bot. Lyon, 1866.*

de Lagerheim, G., *1892. Sobre la multiplicatíon agámica por conidios dell protallo de ciertos. helectos Anal. Univ. centr. del Ecuador, Ser. VI, Quito 1892, 1 Tab.*

Karsten, G. *Morphologische und biologische Untersuchungen über einige Epiphytenformen der Molukken. Ann. Jard. bot. Buitenzorg,* **12**.

Karsten. *Flora Columbiae,* **2**, *p. 107 ff.*

Mettenius, G., *1864. Ueber die Hymenophyllaceae. Abh. d. math.-phys. Klasse der K. Sächs. Gesellsch. der Wiss.,* **7**.

Prantl, K., *1875. Untersuchungen zur Morphologie der Gefäßkryptogamen. Heft I. Die Hymenophyllaceae, die niedrigste Entwickelungsreihe der Farne. Leipzig 1875.*

Presl, *1843. Hymenophyllaceae, eine botanische Abhandlung. Abh. d. Böhm. Gesellsch. d. Wiss., V. Folge,* **3**, *Prag 1843.*

c) Salviniaceae.

Arcangeli, G., *1882. Sull' Azolla caroliniana. Processi verb. della Soc. Tosc. di Sc. nat. Pisa, 1882.*

— *1876. Sulla Pilularia e la Salvinia. Nuov. Giorn bot.,* **8**.

Baker, J. G., *1886. A synopsis of the Rhizocarpeae. Journ. of Bot.,* **24**, *1886.*

Bernard, C., *1904. A propos d'Azolla. Recueil des Travaux botaniques Néerlandais,* **1**, *p. 1—14.*

Berggren, S., *1882. Prothallium und Embryo von Azolla. Verh. d. Bot. Ver. d. Prov. Brandenburg, 1882, 2 Taf.*

Bischoff, *1828. Zur Naturgeschichte der Salvinia natans. Nova Acta* **14**, *1, Bonn 1828.*

— *1828. Die Rhizocarpeen und Lycopodiaceen, Nürnberg 1828.*

Bower, F. O., *1908. The origin of a Land Flora.*

Campbell, D. H., *1888. Systematic position of Rhizocarpeae. Bull. Torrey Bot. Club, 1888.*

— *1905. Mosses and Ferns.*

Constantin, J., *1886. Etudes sur les feuilles des plantes aquatiques. Ann. d. Sc. nat., 7. sér., p. III.*

Goebel, K., *1887. Morphologische und biologische Notizen. Ann. d. Jard. bot. de Buitenzorg,* **7**.

— *1891. Pflanzenbiologische Schilderungen, II. Marburg.*

Griffith, W., *1844. Azolla and Salvinia. Calcutta Journal of Natur History, übersetzt ins Deutsche von Schenck. Flora,* **31**, *p. 481—494, T. 6.*

Heinricher, E., *1882. Die näheren Vorgänge bei der Sporenbildung der Salvinia natans, verglichen mit den übrigen Rhizocarpeen. Sitzber. d. k. k. Akad. d. Wiss. Wien, 1882.*

Hofmeister, W., *1857. Ueber die Keimung der Salvinia natans. Abh. d. K. Sächs. Ges. d. Wiss., Leipzig 1857.*

Juranyi, *1873. Ueber die Entwickelung der Sporangien und Sporen von Salvinia natans, Berlin 1873.*

Karsten, G., *1888. Ueber die Entwickelung der Schwimmblätter bei einigen Wasserpflanzen. Bot. Ztg., 1888.*

Levier, E., *1892. Sull' Azolla caroliniana. Bull. Soc. bot. Ital. Firenze, 1892.*
Mac Millan, *1895. On the casting off of parts of the aquatic hairs of Azolla. Quart. Bull. Minnesota,* **2**, *1.*
— *1896. The function of the submerged leaves of Salvinia natans. Bull. Torr. Bot. Cl.,* **23**; *Bot. Gaz.,* **22**, *p. 248.*
Mettenius, *1845. De Salvinia, Frankfurt a. M. 1845.*
Millardet, *1869. Le prothallium mâle des Cryptogames vasculaires, Strasbourg 1869.*
Pfeiffer, Wanda M., *1907. Differentiation of Sporocarps in Azolla. Bot. Gaz.,* **44**, *p. 445.*
Prantl, K., *1879. Zur Entwickelungsgeschichte des Prothalliums von Salvinia natans. Bot. Ztg., 1879.*
Pringsheim, N., *1863. Zur Morphologie der Salvinia natans. Jahrb. f. wiss. Bot.,* **3**, *1863.*
Rehder, A., *Azolla filiculoides Lam. winterhart und fruchtend. G. Fl.,* **42**.
Saccardo, P. A., *1892. De diffusione Azollae carolinianae per Europam. Hedwigia,* **31**, *1892.*
Sadebeck, R., *1900? Salviniaceae in Engler und Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien.*

d) Dicksoniaceae.

Bower, F. O., *1908. The origin of a Land Flora.*
Diels, L., *1900. Cyatheaceae. I. Dicksonieae in Engler und Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien.*

e) Thyrsopteridaceae.

Bower, F. O., *1908. The origin of a Land Flora.*
Diels, L., *1900. Cyatheaceae. II. Thyrsopterideae in Engler und Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien.*

f) Dennstaedtinaceae.

Bower, F. O., *1908. The origin of a Land Flora.*

g) Cyatheaceae.

Bauke, H. *Zur Entwickelungsgeschichte der Cyatheaceen. Abh. Heidelberg. Naturhist.-Medizin. Vereins,* **1**, *1.*
— *1876. Entwickelungsgeschichte des Prothalliums bei den Cyatheaceen, verglichen mit derselben bei anderen Farnkräutern. Jahrb. f. wiss. Bot., Leipzig 1876.*
Bower, F. O., *1908. The origin of a Land Flora.*
Diels, L., *1900. Cyatheaceae (pr. p.) in Engler und Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien.*
v. Mohl, H., *1845. Ueber den Bau des Stammes der Baumfarne. Vermischte Schriften, 1845.*

Zweiundvierzigste Vorlesung. Die Polyciliaten. III. Die Filicales. c) Die Leptosporangiaten. V. Mixtae.

Bower, F. O., *1908. The origin of a Land Flora.*
Goebel, K., *1898—1901. Organographie der Pflanzen.*
Kühn, J., *1889. Untersuchungen über die Anatomie der Marattiaceen und anderer Gefäßkryptogamen. Flora, 1889, p. 457.*
Lotsy, J. P., *1904—1905. Pflanzen des javanischen Urwaldes. Recueil des Travaux botaniques Néerlandais,* **1**, **2**.
v. Wettstein, R., *1901. Handbuch der systematischen Botanik, Wien 1901.*
Yamanouchi, S., *1907. Apogamy in Nephrodium. Bot. Gaz.,* **44**, *p. 142—146.*
— *1908. Sporogenesis in Nephrodium. Bot. Gaz.,* **45**, *p. 1—30.*
— *1908. Spermatogenesis, Oogenesis and Fertilization in Nephrodium. Bot. Gaz.,* **45**, *p. 145—175.*

Dreiundvierzigste Vorlesung. Die Polyciliaten. III. Die Filicales. d) Die Eusporangiaten.

Bitter, G., *Marattiaceae in Engler und Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien.*

1. Kaulfussia.

Kühn, R., *1889. Untersuchungen über die Anatomie der Marattiaceen und anderer Gefäßkryptogamen. Flora 1889.*
Luerssen, Chr., *1873. Ueber die Spaltöffnungen von Kaulfussia Bl. Bot. Ztg., 1873, No. 40.*
Raciborski, M., *1898. Die Pteridophyten der Flora von Buitenzorg.*
Jonkman, *1877. Ueber die Geschlechtsgeneration der Marattiaceen. Actes du Congrès intern. d. botanistes, Amsterdam 1877.*
— *1879. Over de kieming van Kaulfussia aesculifolia Bl. Arch. Néerlandaises, 1879.*

2. Archangiopteris.

Christ *und* **Giesenhagen**, *1899. Pteridographische Notizen. 4. Archangiopteris n. gen. Marattiacearum. Flora, 1899.*

Gwynne-Vaughan, D. T., *1905. On the anatomy of Archangiopteris Henryi and other Marattiaceae. Ann. of Bot.,* **19**, *p. 259.*

3. Angiopteris.

Koch, L., *1895. Ueber Bau und Wachstum der Wurzelspitze von Angiopteris evecta. Pringsheims Jahrb.,* **27**.

Farmer, J. B., *1892. On the embryogeny of Angiopteris evecta Hoffm. Ann. of Bot.,* **6**, *p. 265, and Proc. Roy. Soc.,* **51**, *p. 471.*

Mettenius, G., *1864. Ueber den Bau von Angiopteris. Abh. K. Sächs. Ges. Wiss.,* **6**, *p. 501.*

Shove, R. F., *1900. On the structure of the stem of Angiopteris evecta. Ann. of Bot.,* **15**, *p. 497.*

de Vriese, P., *et* **Harting**, *1853. Monographie des Marattiacées, Leide et Düsseldorf, 1853.*

4. Marattia.

Bower, F. O., *1897. Studies in the morphology of spore-producing members. III. Marattiaceae. Phil. Transact. Royal Soc. London, Ser. 13,* **14**, *p. 497.*

Buchanan, *1877. On the rootstock of Marattia fraxinea Sm. Journ. Linn. Soc.,* **16**, *und in Transact. and Proc. New-Zealand Institute,* **9**.

Brebner, *1895. On the mucilage-canals of the Marattiaceae. Journ. Linn. Soc. London,* **30**, *p. 444.*

Campbell, D. H., *1894. Observations on the development of Marattia Douglasii. Proc. Am. Ass.,* **42**, *p. 41 ff.*

— *1894. Notes on the development of Marattia Douglasii.*

Jonkman, *1896. Embryogenie von Angiopteris und Marattia. Bot. Centralbl.,* **66**, *1896. Archives Néerland. d. Sc. exact. et natur.,* **30**.

Lutz, *1898. Sur l'origine des canaux gommifères des Marattiacées. Journ. de Bot.,* **12**, *1898.*

Monteverde, *1886. Ueber kristallinische Ablagerungen bei Marattia. Arb. der St. Petersburger Naturf. Ges., 1886.*

5. Danaea.

Bower, F. O., *1896. Preliminary statement on the sorus of Danaea. Ann. of Bot.,* **10**, *p. 105.*

Brebner, *1896. On the prothallus and embryo of Danaea simplicifolia Rudge. Ann. of Bot.,* **10**, *p. 109.*

Campbell, D. H., *1905. Mosses and Ferns.*

Kühn, R., *1890. Ueber den anatomischen Bau von Danaea. Flora, 1890.*

6. Ophioglossales.

Boodle, L., *1899. On some points in the anatomy of the Ophioglosseae. Ann. of Bot.,* **13**, *1899.*

Bower, F. O., *1891. Studies in the morphology of spore-producing members. Preliminary statement of the Lycopodineae and Ophioglossaceae. Proc. Royal Soc. London,* **1**.

— *1896. Studies in the morphology of spore-producing members. II. Ophioglossaceae. Phil. Trans. London, 1896.*

— *1908. The origin of a Land Flora.*

Britton, *1897. A revision of the North American Species of Ophioglossum. Bull. Torrey Bot. Club,* **24**.

— *1897. Abundance of Botrychium ternatum obliquum and B. ternatum dissectum on the Berkshire Hills of Massachusetts. Ibid., 1897.*

Bruchmann, *1904. Ueber das Prothallium und die Keimpflanze von Ophioglossum vulgatum. Bot. Ztg., 1904.*

— *1906. Ueber das Prothallium und die Sporenpflanze von Botrychium Lunaria. Flora,* **96**, *p. 203—227.*

Campbell, D. H., *1891. Notes on the apical growth in the roots of Osmunda and Botrychium. Bot. Gaz., 1891.*

— *1907. Studies on the Ophioglossaceae. Ann. du Jardin bot. de Buitenzorg,* **21**, *p. 138—191.*

Celakovsky, L. J., *1884. Untersuchungen über die Homologien der generativen Produkte der Fruchtblätter bei den Phanerogamen und Gefäßkryptogamen. Pringsheims Jahrb.,* **14**.

Davenport, *1881. Vernation in Botrychium. Bull. Torrey Bot. Club,* **8**, *1881.*

— *1897. Botrychium ternatum Sw. and its varieties. Fern Bulletin,* **5**.

— *1897. Botrychium ternatum Sw. var. lunarioides (Mchx.) Milde. Bot. Gaz.,* **23**, *1897.*

Dörfler, J., *1897. Der Banater Standort des Botrychium virginianum. Allgem. bot. Zeitschr.,* ***3.***
Farmer and **Freeman,** *1899, On the structure and affinities of Helminthostachys zeylanica. Ann. of Bot.,* ***13.***
Franchet. *A propos du Botrychium simplex, trouvé à Malesherbes. Bull. Soc. bot. de France,* ***44.***
Goebel, K., *1882. Grundzüge der Systematik, Leipzig, Engelmann.*
— 1898—1901. Organographie der Pflanzen, Jena, G. Fischer.
Grevillius, R., *1895. Ueber die Mykorrhizen bei der Gattung Botrychium, nebst einigen Bemerkungen über das Auftreten von Wurzelsprossen bei B. virginianum Sw. Flora,* ***80,*** *1895.*
Hofmeister, W., *1852. Beiträge zur Kenntnis der Gefäßkryptogamen. II. Ueber die Ophioglosseen. Abh. d. Sächs. Ges. d. Wiss.,* ***2.***
Holle, *1875. Ueber Bau und Entwickelung der Vegetationsorgane der Ophioglosseen. Bot. Ztg., 1875.*
Holtzmann, *1892. On the apical growth of the stem, and the development of the sporangium of Botrychium virginianum. Bot. Gaz., 1892.*
Janse, J. M., *1896. Les endophytes radicaux de quelques plantes javanaises. Ann. Jard. bot. Buitenzorg,* ***14,*** *1896.*
Jeffrey, *1896/97. The Gametophyte of Botrychium virginianum. Transact. of the Canadian Institute,* ***5.***
Kaulfuss, *1822. Ueber die Entwickelung der Wedel der Ophioglosseen. Flora, 1822.*
Lang, W. H., *1902. On the Prothalli of Ophioglossum pendulum and Helminthostachys zeylanica. Ann. of Bot.,* ***16,*** *p. 23—56.*
Luerssen, *1889. Die Farnpflanzen in Rabenhorsts Kryptogamenflora, 2. Aufl.,* ***3.***
Lyon, *1905. A new Genus of Ophioglossaceae. Bot. Gaz.,* ***40,*** *p. 455—458.*
Mettenius, *1856. Filices horti botanici Lipsiensis.*
Milde, *1856. Monographie der deutschen Ophioglossaceen. Progr. d. Realschule zu Breslau, 1856.*
— 1869. Monographia Botrychiorum. Verh. zool.-bot. Ges. Wien, 1869.
— 1870. Nachträge zur Monographia Botrychiorum. Ibid., 1870.
Poirault, *1892. Sur l'Ophioglossum vulgatum. Journal de Botanique,* ***6.***
Prantl, K., *1883. Helminthostachys zeylanica und ihre Beziehungen zu Ophioglossum und Botrychium. Ber. deutsch. bot. Ges.,* ***1.***
— 1883. Systematische Uebersicht der Ophioglosseen. Ibid., ***1.***
— 1884. Beiträge zur Systematik der Ophioglosseen. Jahrb. d. bot. Gartens und Museums zu Berlin, ***3,*** *1884.*
— 1892. Das System der Farne. Arb. aus dem Kgl. Bot. Garten Breslau, ***1.***
Roeper, *1859. Zur Systematik und Naturgeschichte der Ophioglosseae. Bot. Ztg., 1859.*
v. Tieghem, *1890. Remarques sur la structure de la tige des Ophioglossées. Journ. de Bot.,* ***4,*** *1890.*

Vierundvierzigste Vorlesung. **Die Polyciliaten. IV. Die Cycadofilices oder Pteridospermae.**

Arber, E. A. N., *1905. On some new species of Lagenostoma, a type of Pteridospermous seed from the Coal Measures. Proc. Roy. Soc. London, B,* ***76,*** *p. 245.*
— 1905. The seed-bearing habit in the Lyginodendreae. Proc. Cambr. Phil. Soc., ***13,*** *Pt. III, p. 158.*
— 1906. On the past-history of the Ferns. Ann. of Bot., ***20,*** *p. 215.*
— 1908. On a new Pteridosperm, possessing the Sphenopteris-type of Foliage. Ann. of Bot., ***22,*** *p. 58.*
Benson, M., *1904. Telangium Scotti a new species of Telangium (Calymmatotheca) showing structure. Ann. of Bot.,* ***18,*** *p. 161.*
— 1909. Sphaerostoma ovale n. gen. and Crossotheca Grievii n. spec., an account of the structure and relations of the reproductive organs of Heterangium Grievii. Roy. Soc., March 25, 1909.
Brogniart, *1881. Les graines fossiles silicifiées, Paris 1881.*
Butterworth, *1897. Some further investigation of fossil seeds of the Genus Lagenostoma. Mem. and Proc. of the Manchester Lit. and Phil. Soc.,* ***41,*** *Mem. IX.*
Grand'Eury, *1904. Sur les rhizomes et les racines des Fougères fossiles et des Cycadofilices. C. R. Acad. Sc. Paris,* ***138,*** *p. 607.*
— 1904. Sur les graines des Neuroptéridées. C. R. Acad. Sc. Paris, ***139,*** *p. 23.*
— 1904. Sur les graines des Neuroptéridées. G. R. Acad. Sc. Paris, ***139,*** *p. 782.*
— 1905. Sur les graines trouvées attachées au Pecopteris Pluckeneti Schlot. C. R. Acad. Sc. Paris, ***140,*** *p. 920.*

Grand'Eury, *1905. Preliminary note on the occurence of Microsporangia in organic connection with Lyginodendron. Proc. Roy. Soc.*, **76**.

Kidston, R., *1903. On the fructifications of Neuropteris heterophylla. Proc. Roy. Soc.*, **72**, *p. 487.*

— *1904. On the fructification of Neuropteris heterophylla. Phil. Trans., B,* **197**, *p. 1.*

— *1906. On the microsporangia of the Pteridospermeae, with remarks on their relationship to existing groups. Phil. Trans. Roy. Soc., Ser. B,* **198**, *p. 413.*

Lomax, J., *1902. On some new features in relation to Lyginodendron. British Association Report, 1902.*

Oliver, F. W., *1902. On a vascular sporangium from the Stephanian of Grand' Croix. New Phytologist,* **1**, *p. 60.*

— *1902. On some points of apparent resemblance in certain fossil and recent Gymnospermous seeds. New Phytologist,* **1**, *p. 145.*

— *1903. On the identity of Sporocarpon ornatum Williamson, and Lagenostoma physoides Williamson. Ibid., p. 18.*

— *1903. The ovules of the older Gymnosperms. Ann. of Botany,* **17**, *p. 451.*

— *and* **Scott**, *1903. On Lagenostoma Lomaxi. Proc. Royal Society.* **71**, *p. 477.*

Oliver, F. W., *1904. On Stephanospermum. Trans. Linn. Soc., Ser. 2, Bot.,* **6**, *p. 392.*

— *1904. Notes on Trigonocarpus and Polyphospermum. New Phytologist,* **3**, *p. 96.*

— *1904. An exhibit of specimens of seed-bearing Plants from the Palaeozoic Rocks. Ibid.,* **3**, *p. 176.*

— *1904. A new Pteridosperm. Ibid.,* **3**, *p. 32.*

— *and* **Scott, D. H.**, *1904. On the structure of the Palaeozoic Seed Lagenostoma Lomaxi, with a statement of the evidence upon which it is related to Lyginodendron. Phil. Trans., B,* **197**, *p. 193.*

Oliver, F. W., *Ueber die neuentdeckten Samen der Steinkohlenfarne. Biol. Centralbl., 1905, p. 400—417.*

— *1906. A voice from the Past. New Phytologist,* **5**, *p. 46.*

— *1906. Pteridosperms and Angiosperms. Ibid.,* **5**, *p. 232.*

Potonié, H., *1904. Abbildungen und Beschreibungen fossiler Pflanzenreste der paläozoischen und mesozoischen Formationen. Herausgeg. v. d. K. Preuß. Geol. Landesanstalt und Bergakademie. (Im Erscheinen begriffen.)*

Renault, B., *1883—1885. Cours de Bot. fossile,* **3**, **4**, *Paris.*

Scott, D. H., *1899. On Medullosa anglica. Phil. Trans., B,* **191**.

— *1902. Primary structure of certain Palaeozoic stems. Trans. Roy. Soc. Edinburgh,* **11**.

— *1902. The Old Wood and the New. New Phytologist,* **1**.

— *1903. The origin of seed-bearing Plants. Lecture delivered before the Royal Institution of Great Britain, May 15, 1903.*

— *1905. What were the Carboniferous Ferns. Journ. R. Microsc. Soc., 1905, p. 137.*

— *1905. The early history of seed-bearing Plants as recorded in the Carboniferous Flora. Wilde Lecture, Manchester Memoirs,* **49**.

— *1906. A new type of Stem from the Coal Measures. Bot. Centralbl.,* **101**, *p. 951.*

— *1906. The Fernlike seedplants of the Carboniferous Flora. Wiss. Ergebn. des intern. bot. Kongresses Wien, 1905. Jena, Gustav Fischer, 1906, p. 279—296.*

— *1907. The present position of Palaeozoic Botany. Progressus Rei Botanicae,* **1**, *p. 139—217.*

— *1908. Studies in Fossil Botany, 2. Edition,* **2**.

— *and* **Arber**, *1904. On some new Lagenostomas. British Association Report, 1904.*

— *and* **Maslen**, *1907. The structure of the Palaeozoic seeds Trigonocarpon Parkinsoni and Tr. Oliveri. Ann. of Bot.,* **21**, *p. 83—134.*

Stur, D., *1877. Die Kulmflora der Ostrauer und Waldenburger Schichten. Arb. d. k. k. Geol. Reichsanst. Wien,* **8**, *Abt. 2.*

— *1883. Zur Morphologie und Systematik der Kulm- und Karbonfarne. Sitzber. d. k. k. Akad. d. Wiss. zu Wien,* **88**, *214 pp.*

Weber, O., *und* **Sterzel, J. T.**, *1896. Beiträge zur Kenntnis der Medulloseae. 13. Bericht d. naturw. Gesellsch. zu Chemnitz, 102 pp, 9 Tafeln.*

White, D., *1904. The seeds of Aneimites. Smithsonian Miscellaneous Collections,* **47**, *12 pp., 2 pl.*

Wild, G., *1900. On Trigonocarpon olivaeforme. Trans. Manchester Geol. Soc.,* **26**.

Williamson, W. C., *1873. On the organization of the Fossil Plants of the Coal Measures. Part IV. Dictyoxylon, Lyginodendron and Heterangium. Phil. Trans. Roy. Soc., 1873.*

— *1890. Op. cit. Part XVII. Lyginodendron oldhamium and Rachiopteris aspera. Phil. Trans. Roy. Soc., B, 1890.*

— *and* **Scott**, *1895. Further observations on the organisation of the Fossil Plants of the Coal Measures. Part III. Lyginodendron and Heterangium. Phil. Trans. Roy. Soc., B,* **186**.

Fünfundvierzigste Vorlesung. **Die Polyciliaten. V. Die Cycadophyta.**

***Bertrand, C. E.**, et **Renault, B.**, 1888. Remarques sur les faisceaux foliaires des Cycadées actuelles et sur la signification morphologique des tissus des faisceaux unipolaires diploxylés. Arch. bot. du Nord de la France, **2**, p. 232—242.*

— 1888. Recherches sur les Poroxylons, Gymnospermes fossiles des terrains houilliers supérieurs. Ibid., p. 243—389.

***Braun, A.**, 1875. Die Frage nach der Gymnospermie der Cycadeen, erläutert durch die Stellung dieser Familie im Stufengang des Gewächsreichs. Monatsber. d. Kgl. Preuß. Akad. der Wiss., 1875, p. 241.*

***Brogniart, A.**, 1829. Recherches sur l'organisation des tiges des Cycadées. Ann. Sc. nat., **16**, p. 309—402.*

***Brown, R.**, 1852. On Cycadites saxbyanus. Proc. Linn. Soc. London, **2**, p. 130.*

***Buckland, W.**, 1828. On the Cycadeoideae, a Family of Fossil Plants found in the Oolithe Quarries of the Isle of Portland. Trans. Geol. Soc. London, Ser. 2, **2**, p. 395—401.*

***Caldwell**, 1907. Microcycas calocoma. Bot. Gazette, **44**, p. 118—139.*

*— and **Baker, C. F.**, 1907. The identity of Microcycas calocoma. Bot. Gazette, **43**, p. 330—335.*

***Calvin, S.**, 1894. On the geological position of Bennettites dacotensis Macbride, with remarks on the stratigraphy of the region in which the species was discovered. Proc. Iowa Acad. of Sci., **1**, p. 18—22.*

***Capellini, G.**, e **Solms-Laubach, Conte H.**, I tronchi di Bennettitee dei Musei italiani. Notizie storiche, geologiche, botaniche. Mem. d. R. Accad. d. Sc. dell' Ist. di Bologna, Ser. V, **2**, p. 161—215.*

***Carruthers**, 1870. On Fossil Cycadean Stems from the secondary Rocks of Britain. Trans. Linn. Soc. London, **26**, p. 675—708.*

***Celakovsky, L.**, 1890. Gymnospermen. Eine morphologisch-phylogenetische Studie. Abh. d. kgl. böhm. Gesellsch. d. Wiss., math.-naturw. Kl., Ser. 8, **4**, No. 1.*

*— 1898. Nachtrag zu meiner Schrift über die Gymnospermen. Englers Bot. Jahrb., **24**, p. 202—231.*

***Chamberlain, C. J.**, 1906. The ovule and female gametophyte of Dioon. Bot. Gaz., **42**, p. 321—358.*

*— 1907. Preliminary note on Ceratozamia. Bot. Gaz., **43**, p. 137.*

***Coulter, J. M.**, and **Chamberlain, C. J.**, 1901—1903. Morphology of Spermaphytes, New York.*

***Duchartre, P.**, 1888. Note sur l'enracinement de l'albumen d'un Cycas. Bull. Soc. bot. de France, **35**, p. 243—251.*

***Eichler, A. W.**, 1887. Cycadaceae in Engler und Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien.*

***Gregg, M.**, 1887. Anomalous thickening in the Roots of Cycas Seemanni Al. Braun. Ann. of Bot., **1**, p. 63—70.*

***Heer, O.**, 1878—1883. Flora fossilis arctica, **1—7**, Zürich und Winterthur.*

***Ikeno, S.**, 1898. Untersuchungen über die Entwickelung der Geschlechtsorgane und den Vorgang der Befruchtung bei Cycas revoluta. Jahrb. f. wiss. Bot, **31**, p. 557—600.*

***Juranyi, L.**, 1872. Ueber den Bau und die Entwickelung des Pollens bei Ceratozamia longifolia Miq. Ibid., **8**, p. 382—400.*

***Lang, W. H.**, 1897. Studies in the development and morphology of Cycadean Sporangia. Ann. of Bot., **11**, p. 421—438.*

*— 1900. Op. cit. Part. II. The ovule of Stangeria paradoxa. Ibid., **14**, p. 281—306.*

***Life, A. C.**, 1901. The tuber-like Roots of Cycas revoluta. Bot. Gaz., **31**, p. 265—271.*

***Lignier, O.**, 1892. La nervation Taenioptéridée des Folioles de Cycas et le Tissu de Transfusion. Bull. de la soc. Linnéenne de Normandie, 4. série, **6**, p. 65—71.*

— 1893. A propos de la forme des Bractées involucrales chez le Williamsonia Morieri Sap. et Mar. Assoc. franç. pour l'Avancem. d. Sciences, 1894, Sess. 22, p. 458—460.

— 1894. La nervation des Cycadacées est dichotomique. Ibid., Sess. 23, 1895, p. 625—627.

*— 1894. Végétaux fossiles de Normandie, Structure et affinités du Benettites Morieri Sap. et Mar. Mém. Soc. Linnéenne de Normandie, **18**, p. 5—78.*

*— 1901. Végétaux fossiles de Normandie. III. Etude anatomique du Cycadeoidea micromyela Mor. Ibid., **20**, p. 329—370.*

*— 1903. Le fruit du Williamsonia gigas Carr. et les Benettitales. Documents nouveaux et notes critiques. Ibid., **21**, p. 17—56.*

*— 1904. Notes complémentaires sur la structure du Benettites Morierei Sap. et Mar. Bull. de la Soc. Linnéenne de Normandie, 5. sér., **9**, p. 3—7.*

***Marsh, O.**, 1898. Cycad Horizons in the Rocky Mountain Region. Amer. Journ. Sc. 4. sér., **6**, p. 197.*

***Mettenius, G.**, 1861. Beiträge zur Anatomie der Cycadeen. Abh. d. K. Sächs. Ges. d. Wiss., math.-phys. Kl., **5**, p. 568—608.*

Miquel, F. A. W., *1842. Monographia Cycadearum, Utrecht 1842.*
— *1844. Ueber den Bau eines erwachsenen Stammes von Cycas circinalis. Linnaea,* **18**, *p. 125—144.*
von Mohl, H., *1832. Ueber den Bau des Cycadeenstammes und sein Verhältnis zu dem Stamme der Coniferen und Baumfarne. Abh. d. math.-phys. Kl. d. K. Bayer. Akad. d. Wiss.,* **1**, *p. 397—442.*
Moore, C., *1884. Notes on the genus Macrozamia. Journ. and Proc. Roy. Soc. N. S. W.,* **17**, *p. 115—122.*
Nathorst, A. G., *1880. Nagra anmärkningar om Williamsonia Carruthers. Öfv. K. Vet. Akad., 1880, Förh. No. 9, p. 33—52.*
— *1888. Nya anmärkningar om Williamsonia. Ibid., 1888, Förh. No. 6, p. 359—365.*
Nestler, A., *1895. Ein Beitrag zur Anatomie der Cycadeenfiedern. Jahrb. f. wiss. Bot.,* **27**, *p. 341—368.*
Pearson, H. H., *1898. Anatomy of the seedling of Bowenia spectabilis Hook f. Ann. of Bot.,* **12**, *p. 475—490.*
Penhallow, D. P., *1900. Notes on the North American Species of Dadoxylon etc. Trans. Roy. Soc. Canada, Sect. IV, p. 51—97.*
Potonié, H., *1897. Bennettitaceae in Engler und Prantl, Natürl. Pflanzenfamilien.*
Renault, B., *1881—1885. Cours de Botanique fossile fait au Muséum, Paris,* **4**.
Richard, L. Cl., *1826. Commentatio botanica de Coniferis et Cycadeis etc. Stuttgart 1826.*
Robertson, A., *1904. Notes on the anatomy of Macrozamia heteromera Moore. Proc. Cambridge Phil. Soc.,* **12**, *p. 1—15.*
de Saporta, le Comte, G., *1873—1891. Paléontologie française, 2. série, Végétaux., Cycadees,* **2** *et* **4**.
— *et* **Marion, A. F.,** *1881. Sur les genres Williamsonia Carruth. et Goniolina D'Orb. C. R. Acad. Sc. Paris,* **92**, *p. 1185—1188.*
— *1881—1885. L'évolution du Règne végétal, Paris.*
Schenck, *1888. Die fossilen Pflanzenreste, Breslau.*
Scott, D. H. *The anatomical characters presented by the Peduncle of Cycadaceae. Ann. of Bot.,* **11**, *p. 399—419.*
Seward, A. C., *1894. Some new facts with regard to Bennettites. Nature,* **50**, *p. 594—595.*
— *1895. Catalogue of the Mesozoic Plants in the Department of Geology, British Museum, The Wealden Flora, Pt. II, Gymnospermae, London.*
— *1897. On Cycadoidea gigantea, a new Cycadean stem from the Purbeck Beds of Portland. Quart. Journ. Geol. Soc., London,* **53**, *p. 22—39.*
— *1897. On the leaves of Bennettites. Proc. Cambridge Phil. Soc.,* **9**, *Pt. V, p. 273—277.*
— *1898. On Encephalartos Ghellinckii Lem. a rare Cycad. Proc. Cambridge Phil. Soc.,* **9**, *p. 340—344.*
Smith, Frances Grace, *1907. Morphology of the trunc and development of the Microsporangium of Cycads. Bot. Gaz.,* **48**, *p. 187.*
Smith, J., *1854. Observations on a remarkable Cycadaceous plant from Port-Natal. Hookers Journ. of Bot. and Kew Garden Miscellany,* **6**, *p. 88—90.*
Solms-Laubach, H., Graf zu, *1887. Einleitung in die Paläophytologie, Leipzig 1887.*
— *1890. Die Sproßfolge der Stangeria und der übrigen Cycadeen. Bot. Ztg., 1890, p. 178.*
— *1890. Ueber die Fruktifikation von Bennettites Gibsonianus Carr. Bot. Ztg., 1890, p. 789.*
Stopes, M. C., *1904. Beiträge zur Kenntnis der Fortpflanzungsorgane der Cycadeen. Flora, 1904, p. 435—482.*
Thibout, E., *1896. Recherche sur l'appareil mâle des Gymnospermes, Lille, 235 pp. Thèse.*
Thiselton-Dyer, Sir W. T., *1883. On a new species of Cycas from Southern India. Trans. Linn. Soc. Bot., 2. ser.,* **2**, *p. 85—86.*
— *1901. Morphological Notes. III. The Carpophyll of Encephalartos. Ann. of Botany,* **16**, *p. 548—550.*
Treub, M., *1885. Recherches sur les Cycadées. Ann. du Jardin botanique de Buitenzorg,* **2**, *p. 32—53.*
— *1884. Op. cit., Embryogénie du Cycas circinalis. Ibid.,* **4**, *p. 1—11.*
Ward, Lester F., *1894. Fossil Cycadean Trunks of North America, with a revision of the genus Cycadoidea Buckland. Proc. Biol. Soc. Washington,* **9**, *p. 75—87.*
Warming, E., *1879. Bidrag til Cycadeernes Naturhistorie, 1879.*
Webber, H. J., *1897. Peculiar structures occurring in the Pollentubes of Zamia. Bot. Gazette,* **23**, *p. 453—459.*
— *1897. The development of the Antherozoids of Zamia. Bot. Gazette,* **24**, *p. 16—22.*
— *1901. Spermatogenesis and Fecundation of Zamia. U. S. Dept. of Agric., Bureau of Plant Industry Washington, Bull. No. 2, 1901.*
Wieland, G. R., *1906. American Fossil Cycads, published by the Carnegie Institution of Washington, 4^0, 296 pp., 50 plates.*

Williamson, W. C., *1849. On the scaly heads or collars from Runswick Bay, supposed to belong to Zamia gigas. Proc. Roy. Soc., Part I,* **1**, *p. 45—51.*
— *1870. Contributions towards the History of Zamia gigas Lindl. and Hutton. Trans. Linn. Soc. London,* **26**, *p. 663—674.*
Worsdell, W. C., *1896. The anatomy of the stem of Macrozamia compared with that of other genera of Cycadeae. Annals of Botany,* **10**, *p. 601—620.*
— *1897. On Transfusion Tissue. Its origin and function in the leaves of Gymnospermous plants. Trans. Linn. Soc. London, Bot.,* **5**, *p. 301—319.*
— *1898. The vascular structure of the sporophylls of Cycadaceae. Ann. of Botany,* **12**, *p. 203—241.*
— *1898. The comparative anatomy of certain genera of the Cycadaceae. Journ. Linn. Soc. London, Botany,* **33**, *p. 437—457.*
— *1900. The anatomical structure of Bowenia spectabilis Hook. Annals of Botany,* **14**, *p. 317—318.*
— *1900. The affinities of the Mesozoic Fossil, Bennettites Gibsonianus Carr. Annals of Botany,* **14**, *p. 717—721.*

Sechsundvierzigste Vorlesung. **Die Polyciliaten. VI. Die Cordaitales und Ginkgoales.**

a) Cordaitales.

Flahault, Ch., *1893. La Paléobotanique, Paris 1893.*
Grand'Eury, C., *1877. Flore carbonifère du département de la Loire et du centre de la France, 1877.*
Renault, B., *1879. Structure comparée de quelques tiges de la flore carbonifère. Nouv. Arch. du Muséum d'hist. natur., Ser. II,* **2**, *1879.*
Scott, D. H., *1908. Studies in Fossil Botany, 2. edition.*
Solms-Laubach, H., Graf zu, *1897. Einleitung in die Paläophytologie, Leipzig 1887.*
Stopes, M. C., *1903. On the Leaf-structure of Cordaites. New Phytologist,* **2**, *p. 91.*
Zeiller, R., *1907. Les Progrès de la Paléobotanique de l'ère des Gymnospermes. Progressus Rei Botanicae,* **2**, *p. 171—226.*

b) Ginkgoales.

Carrière, E. A., *1867. Traité général des Conifères, Paris 1887.*
Engler, A., *1897. In Engler und Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien. Nachträge zu Teil II—IV, p. 19.*
Fankhauser, J., *1882. Entwicklung des Stengels und Blattes von Ginkgo, Bern 1882.*
Fujii, K., *1896. On the different views hitherto proposed regarding the morphology of the Flowers of Ginkgo biloba L. Bot. Mag. Tokyo,* **10**, *p. 7.*
Gouan, *1812. Description du Ginkgo biloba dit noyer du Japon, Montpellier 1812.*
Heer, O., *1881. Zur Geschichte der Ginkgo-artigen Bäume. Englers Bot. Jahrb.,* **1**.
Hirase, S., *1894. The fecondation period of Ginkgo. Bot. Mag. Tokyo.*
— *1895. Études sur la fécondation et l'embryogénie du Ginkgo biloba. Journ. Coll. Sc. Imp. Univ. Japan,* **8**.
— *1897. Untersuchungen über das Verhalten des Pollens von Ginkgo biloba. Bot. Centralbl.,* **49**, *p. 33.*
— *1898. Études sur la fécondation et l'embryogénie du Ginkgo biloba. Journ. Coll. Sc. Japan,* **12**, *p. 103.*
Nakamura, Y., *1883. Ueber den anatomischen Bau des Holzes der wichtigsten japanischen Coniferen. Unters. Forst.-Bot. Institut München,* **3**.
Rathe, F., *1887. Notes on some Australian Fossils. I. Salisburia palmata. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales,* **2**, *p. 136.*
Seward, A. C., and **Gowan, J.**, *1900. The Maidenhair Tree (Ginkgo biloba L.). Ann. of Botany,* **14**, *p. 109—153.*
Smith, J. E., *1797. Characters of a new Genus of Plants named Salisburia. Trans. Linn. Soc.,* **3**, *p. 330.*
v. Spiess, K., *1902. Ginkgo, Cephalotaxus und die Taxaceae. Oesterr. bot. Zeitschr., 1902.*
Thibout, E., *1896. Recherches sur l'appareil mâle des Gymnospermes, Lille 1896. Thèse.*
Webber, H. J., *1897. Notes on the fecundation of Zamia and the Pollentube apparatus of Ginkgo.*
v. Wettstein, R., *1899. Die weibliche Blüte von Ginkgo. Oesterr. bot. Zeitschr., 1899.*

Pflanzennamen-Register.

Die fettgedruckten Ziffern deuten die Stellen an, wo die betreffende Gruppe, Genus, Species, Organ oder Eigentümlichkeit ausführlich besprochen ist. Ein * bedeutet Abbildung.

A.

B.

C.

D.

E.

I.

J.

K.

L.

N.

T.

U.

V.

W.

X.

Z.

Sachregister.

B.

C.

D.

E.

F.

H.

I.

L.

M.

N.

O.

Q.

R.

S.

T.

U.

V.

W.

X.

Y.

Z.

Druckfehler-Berichtigung.

S. 47. Man wolle auf Zeile 28 von oben statt Archegoniophor: „Antheridiophor“ lesen. Der betreffende Satz heißt also: „Bei den männlichen Pflanzen wird nun, im Gegensatz zu den übrigen Moosen, kein Antheridiophor gebildet“ usw.

S. 742. Man wolle auf Zeile 27 von oben die Worte: „und bei der *Ginkgoale: Ginkgo*“ wegfallen lassen. Der betreffende Satz heißt also: „Bei anderen *Cycadeen,* z. B. bei *Zamia,* teilt sich Zelle 2 so:“ usw.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena — 3396

